Ausprägung und Synchronisationsverhalten des circadianen Systems nachtaktiver Marsupialia-Arten (Petaurus breviceps, Phalangeridae; Dasyuroides byrnei, Dasyuridae; Monodelphis domestica, Didelphidae)

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
SABINE KLEINKNECHT
aus Öhringen

1986

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543904_0068

Ausprägung und Synchronisationsverhalten des circadianen Systems nachtaktiver Marsupialia-Arten (Petaurus breviceps, Phalangeridae; Dasyuroides byrnei, Dasyuridae; Monodelphis domestica, Didelphidae)

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
SABINE KLEINKNECHT
aus Öhringen

1986

Tag der mündlichen Prüfung:	6. März 1986
Dekan:	Professor Dr. R. Hampp
1. Berichterstatter:	Professor Dr. H. G. Erkert
2. Berichterstatter:	Professor Dr. H.-U. Schnitzler

Am nächsten Morgen kam der kleine Prinz zurück. "Es wäre besser gewesen, du wärest zur selben Stunde wiedergekommen", sagte der Fuchs. "Wenn du zum Beispiel um vier Uhr nachmittags kommst, kann ich um drei Uhr anfangen, glücklich zu sein. Je mehr die Zeit vergeht, umso glücklicher werde ich mich fühlen. Um vier Uhr werde ich mich schon aufregen und beunruhigen; ich werde erfahren, wie teuer das Glück ist. Wenn du aber irgendwann kommst, kann ich nie wissen, wann mein Herz da sein soll..."

Antoine de Saint-Exupéry
"Der kleine Prinz"

Beim Abschluß der Arbeit möchte ich besonderen Dank sagen:

Prof. Dr. H.G. Erkert für die intensive wissenschaftliche Betreuung der Arbeit und die Möglichkeit, Geräte der Deutschen Forschungsgemeinschaft zu benutzen

Prof. Dr. E. Faust, Prof. Dr. J. Nelson und Prof. Dr. W. Maier für die Überlassung der Versuchstiere

meinen Eltern für ihre Großzügigkeit und Geduld

all denjenigen, die mir mit Rat und Tat zur Seite standen und mich durch ihre Anteilnahme ermutigten, insbesondere Herrn K. Baier, Frau W. Boettcher, Frau G. Hecht, Herrn F. Schanz und Herrn L. Scheideler

INHALTSVERZEICHNIS

		Seite
1.	EINLEITUNG	1
2.	MATERIAL UND METHODEN	5
2.1	VERSUCHSTIERE	5
2.2	REGISTRIERMETHODEN	6
2.2.1	AKTIVITÄTSREGISTRIERUNG UND DATENVERARBEITUNG	6
2.2.2	REGISTRIERUNG DES SAUERSTOFF-VERBRAUCHS	8
2.2.3	REGISTRIERUNG DER KÖRPERTEMPERATUR	8
2.2.4	VERHALTENSBEOBACHTUNGEN	9
2.3	VERSUCHSBEDINGUNGEN	9
2.3.1	SIMULTANREGISTRIERUNGEN VON SAUERSTOFF-VERBRAUCH UND AKTIVITÄT	9
2.3.2	VERSUCHE ZUR SYNCHRONISATION UND RESYNCHRONISATION DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK	10
3.	ERGEBNISSE	13
3.1	TAGESPERIODIK VON AKTIVITÄT UND O_2-VERBRAUCH IM LD 12:12	13
3.1.1	DURCHSCHNITTLICHES TAGESMUSTER VON AKTIVITÄT UND O_2-VERBRAUCH	13
3.1.2	ULTRADIANPERIODIK VON AKTIVITÄT UND O_2-VERBRAUCH	16
3.1.3	MASKIERENDE DIREKTWIRKUNG VON LICHT	20
3.2	CIRCADIANE AKTIVITÄTSPERIODIK UNTER KONSTANTEN BELEUCHTUNGSBEDINGUNGEN	23
3.2.1	NACHWEIS EINES ENDOGENEN RHYTHMUS	23
3.2.2	EINFLUSS DER BELEUCHTUNGSSTÄRKE AUF DIE FREILAUF-PERIODENLÄNGE	23
3.3	SYNCHRONISATIONSVERHALTEN DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK	27
3.3.1	REAKTION DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK AUF BELEUCHTUNGSÄNDERUNGEN	28
3.3.1.1	PHASENRESPONSE DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK	28
3.3.1.2	ZEITGEBERWIRKSAMKEIT EINES LICHT-DUNKEL-WECHSELS MIT EXTREM VERKÜRZTER PHOTOPERIODE BEI PETAURUS BREVICEPS	40
3.3.2	EINFLUSS DER DAUER DER LICHTZEIT AUF SYNCHRONISATION UND RESYNCHRONISATION DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK	44

Seite

3.3.2.1 RESYNCHRONISATION NACH PHASENVERSCHIEBUNGEN VON 24-STÜNDIGEN LD-ZYKLEN MIT VERSCHIEDENEN LICHTZEITEN 44

3.3.2.2 EINFLUSS EINES LANGEN LICHTPULSES AUF PHASENLAGE UND PERIODENLÄNGE DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK 59

3.4 EINFLUSS SOZIALER FAKTOREN AUF DEN CIRCADIANEN AKTIVITÄTSRHYTHMUS VON PETAURUS BREVICEPS 65

3.4.1 EINFLUSS EINES SOZIALPARTNERS AUF DEN AKTIVITÄTS-RHYTHMUS IM LD 12:12 66

3.4.2 EINFLUSS VON SOZIALKONTAKT AUF DEN FREILAUFENDEN CIRCADIANEN AKTIVITÄTSRHYTHMUS 69

4. DISKUSSION 72

5. ZUSAMMENFASSUNG 89

6. LITERATURVERZEICHNIS 92

Häufig verwendete Abkürzungen und Symbole:

LD : Licht-Dunkel-Wechsel

L : Lichtzeit

D : Dunkelzeit

LL : Dauerlicht

τ : Periodenlänge der biologischen Schwingung

T : Periodenlänge des Zeitgebers

$\Delta\varphi$: Verschiebung der biologischen Schwingung

$\Delta\Phi$: Verschiebung der Zeitgeberschwingung

CET : Mitteleuropäische Zeit

1. EINLEITUNG

Einer der auffälligsten und am besten untersuchten circadianen Rhythmen von Säugern ist der tagesperiodische Wechsel zwischen Aktivitäts- und Ruhezeit. Er wird von einem oder mehreren endogenen Schrittmachern reguliert und bleibt auch unter konstanten Umweltbedingungen bestehen. Seine in der Regel von 24 h abweichende Periodenlänge wird in den meisten Fällen durch den Licht-Dunkel-Wechsel mit der durch die Erdrotation verursachten äußeren 24-h-Periodik synchronisiert.
Der Grund für die Entwicklung einer endogenen Steuerung der zeitlichen Organisation des Verhaltens kann darin gesehen werden, daß ein Organismus auf die für ihn zu einer bestimmten Tageszeit wahrscheinlichste Umweltsituation physiologisch vorbereitet sein muß, damit er sich erfolgreich mit den dann tatsächlich vorhandenen Bedingungen auseinandersetzen kann (Enright 1970, Daan 1981). Daß die Entwicklung einer tageszeitlichen Strategie tatsächlich von adaptivem Wert sein kann, haben Rijnsdorp et al.(1981) in einer eindrucksvollen Freilandstudie am Turmfalken (Falco tinnunculus) belegt. Sie konnten zeigen, daß die von ihnen beobachteten Tiere "tägliche Gewohnheiten" ausbildeten, indem sie 24 h nach einem erfolgreichen Beutefang vermehrt wieder am gleichen Ort jagten. Außerdem paßten die Tiere ihre Jagdaktivität an die Aktivitätsentfaltung ihrer bevorzugten Beuteart (Microtus arvalis) an.

Wenn also davon ausgegangen werden kann, daß die Ausbildung endogener Circadianrhythmen adaptiven Wert besitzt, so sollten die tagesperiodische Aktivitätsentfaltung und die Eigenschaften des zugrundeliegenden Steuermechanismus artspezifische Charakteristika aufweisen, die sich mit der ökologischen Situation einer Art korrelieren lassen. Die chronobiologischen Untersuchungen an einer Vielzahl von Säugerarten wurden bisher jedoch meist mit dem Ziel durchgeführt, aus dem Verhalten des endogenen Circadianrhythmus der Aktivität und anderer physiologischer Parameter unter definierten Laborbedingungen Kenntnisse über die Eigenschaften des zugrundeliegenden Schrittmachersystems und den Mechanismus der Synchronisation mit dem

Licht-Dunkel-Wechsel zu erhalten (Zusammenfassungen s. Bünning 1977, Enright 1980, Aschoff et al. 1982, Moore-Ede et al.1982). In dem Bestreben, die Funktionsweise und das zentralnervöse Substrat der "inneren Uhr" zu ergründen, wurde der Bedeutung der oft sehr deutlich ausgeprägten zwischenartlichen Unterschiede in der Reaktionscharakteristik circadianer Systeme bisher nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt.

Daß unter Laborbedingungen nachgewiesene artspezifische Charakteristica circadianer Aktivitätsrhythmen mit Unterschieden in der Lebensweise der betreffenden Arten korreliert werden können, zeigt der Vergleich der Aktivitätsverteilung verschiedener Chiroptera-Arten im LD 12:12. Frugivore Arten (Rousettus aegyptiacus, S. Erkert 1970; Phyllostomus discolor, Sturnira lilium, Glossophaga soricina, Kracht 1979), die eine kontinuierlich verfügbare Nahrungsquelle nutzen, haben ein unimodales Aktivitätsmuster. Insektivore Arten (Myotis myotis, Bay 1976; Molossus molossus, Molossus ater, Kracht 1979) zeigen dagegen ein bimodales Aktivitätsmuster, was eine Anpassung an die zu Beginn und Ende der Nacht besonders hohe Insektendichte darstellen könnte (Erkert 1982). Die Untersuchungen von Erkert und Kracht (1978) bzw. Kracht (1979) haben darüberhinaus ergeben, daß das Reaktionsspektrum der circadianen Aktivitätsperiodik (Variabilität der Spontanperiodenlänge, Dauer der Resynchronisationszeit und Größe des Mitnahmebereichs) bei den insektivoren Molossidenarten sehr viel größer ist als bei den frugivoren Phyllostomidenarten. Auch Kenagy und Vleck (1982) weisen auf einen Zusammenhang zwischen der tageszeitlichen Aktivitätsverteilung und der Lebensweise einer Art hin. Der von ihnen unternommene Vergleich der Tagesmuster des Ruhestoffwechsels von 18 Kleinsäugerarten ergibt, daß Arten, die ständig unter der Erde leben, wie z.B. Thomomys talpoides, Scapanus townsendi und Scapanus orarius, wesentlich geringere tagesperiodische Variationen des O_2-Verbrauchs zeigen als Arten, die im natürlichen Habitat dem äußeren Beleuchtungswechsel ausgesetzt sind.

In der vorliegenden Arbeit sollte bei den drei bisher chronobiologisch nicht untersuchten Marsupialia-Arten Petaurus breviceps, Dasyuroides byrnei und Monodelphis domestica, die verschiedene Nahrungspräferenzen haben und in unterschiedlichen Habitaten vor-

kommen, untersucht werden, ob artspezifische Unterschiede in den Charakteristika der Circadianperiodik auftreten, die einen Zusammenhang mit den unterschiedlichen Lebensweisen dieser Arten erkennen lassen.

Trotz der offensichtlich vorhandenen Möglichkeit einer Adaptation circadianer Systeme an Besonderheiten in der Lebensweise einer Art wurde bisher häufig der Versuch unternommen, aus dem Verhalten einiger weniger Arten mit z.T. sogar sehr ähnlichen ökologischen Nischen allgemein gültige Aussagen über die Eigenschaften des circadianen Timing-Systems bei Säugern zu machen (z.B. die Formulierung der Circadianregel durch Aschoff (1960) oder des Synchronisationsmodells von Pittendrigh (1960) bzw. Pittendrigh und Daan (1976b). Deshalb erschien es angebracht, insbesondere die Frage zu verfolgen, ob sich die bestehenden Vorstellungen über die Eigenschaften der circadianen Aktivitätsperiodik ohne Berücksichtigung artspezifischer Anpassungen voll übertragen lassen. Dazu wurde einmal die Variabilität der Spontanperiodenlänge unter konstanten Beleuchtungsbedingungen überprüft, zum anderen wurde untersucht, welche Parameter des Beleuchtungswechsels für die Synchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik mit dem Zeitgeber Licht entscheidend sind.

Da mit P. breviceps eine im natürlichen Habitat sozial lebende Art zur Verfügung stand, sollte durch Aktivitätsregistrierungen und Verhaltensbeobachtungen an einzeln und paarweise gehaltenen Tieren auch die Frage der Zeitgeberwirksamkeit sozialer Stimuli untersucht werden, die bisher noch bei keiner Säugerart eindeutig geklärt werden konnte.

Ob und wie sehr ein Tier zu einer bestimmten Tageszeit aktiv ist, wird nicht allein endogen durch den circadianen Aktivitätsverlauf bestimmt, sondern auch durch gleichzeitig wirksame aktivitätshemmende oder -verstärkende direkte Einflüsse verschiedener Umweltfaktoren. Oft wird die Beurteilung der Reaktion der circadianen Komponente der Aktivitätsperiodik durch solche den endogenen Rhythmus maskierenden Direktwirkungen erheblich erschwert. Hier kann die Erfassung zusätzlicher physiologischer Parameter Hinweise darauf geben, zu welchen Tageszeiten ein Tier aufgrund eines erhöhten zentralnervösen

Erregungsniveaus (Arousal) tatsächlich aktivitätsbereit ist. Ein kontinuierlich relativ gut registrierbarer Parameter, der sich parallel zum "Arousal-Niveau" ändert, ist die Körpertemperatur (Aschoff und v. Saint-Paul 1976, Obál et al. 1985). Da Körpertemperaturänderungen in weiten Bereichen von gleichsinnigen Änderungen der Stoffwechselaktivität begleitet werden, kann auch der O_2-Verbrauch als Indikator für die Aktivitätsbereitschaft dienen. Aus diesem Grund wurde zur Charakterisierung des Circadianen Systems der drei Marsupialia-Arten außer der Aktivität in mehreren Versuchsabschnitten auch die Körpertemperatur und/oder der O_2-Verbrauch registriert.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 VERSUCHSTIERE

Der zum Gleitflug befähigte Kurzkopfflugbeutler Petaurus breviceps kommt in Süd-, West- und Nordaustralien sowie auf Neuguinea vor. Er lebt arboreal in sozialen Nestgemeinschaften und hat ein hochentwickeltes olfaktorisches Kommunikationssystem (Schultze-Westrum 1965). Die Tiere sind omnivor und ernähren sich von Früchten, Baumsäften und Insekten (Smith 1980, Henry und Suckling 1984). Der Kowari, Dasyuroides byrnei, bewohnt die Halbwüsten und Grasländer Zentralaustraliens und jagt Kleinsäuger und Insekten. Aufgrund der räumlichen Nähe der Eingangslöcher zu den großen Baukomplexen, in denen D. byrnei im natürlichen Habitat zu finden ist, vermutet Aslin (1974) eine diffuse soziale Aggregation mehrerer an sich solitärer Individuen. Das südamerikanische Spitzmausopossum, Monodelphis domestica, lebt, häufig als Kulturfolger, terrestrisch bis semiarboreal und baut Nester zwischen Steinen und in hohlen Baumstämmen. Es jagt Kleinsäuger, frißt aber auch Früchte und Sämereien (Walker 1968, Fadem et al. 1982).

Für die Versuche standen insgesamt 6 adulte Individuen von P. breviceps (Pb 14 - ♂, Pb 17 - ♂, Pb 19 - ♀, Pb 20 - ♂, Pb 21 - ♀, Pb 23 - ♀), 4 adulte D. byrnei (Db 15 - ♀, Db 16 - ♀, Db 21 - ♂, Db 24 - ♂) und 2 adulte M. domestica (Md Do - ♀, Md Al - ♂) zur Verfügung. Die Kurzkopfgleitbeutler stammten teils aus einer Zucht des Frankfurter Zoos, teils von der Monash University in Melbourne/Australien. Auch die Kowaris wurden von der Monash University zur Verfügung gestellt. Die beiden Spitzmausopossums wurden in San Antonio/USA gezüchtet und mir von Prof. W. Maier aus Frankfurt überlassen. Da sie nicht von Anfang an zur Verfügung standen, konnte mit ihnen nur ein Teil der Versuche durchgeführt werden.
P. breviceps wurde mit einem Brei aus Obst, Haferschleim (Milupa), Honig und Kondensmilch, sowie mit einer Mischung aus kleingeschnittenem Obst und Gemüse gefüttert. Zusätzlich erhielten die Tiere gelegentlich einige Tenebrio-larven oder etwas gekochtes Ei. Bei D. byrnei bestand das Futter aus jungen Mäusen, Katzenfutter

aus Dosen, gekochtem Ei und Tenebrio-larven. Gelegentlich akzeptierten die Tiere auch einen Obstbrei. Auch M. domestica erhielt junge Mäuse, Katzenfutter aus Dosen und gekochtes Ei, sowie regelmäßig Obst und Gemüse oder Obstbrei. Das Futter wurde jeweils ein- bis zweimal pro Woche durch Vitamin- und Aufbaupräparate ergänzt (Vitakalk, Marienfelde; Osspulvit, Maddaus; Murnil, Bayer; Protovita, Roche). In allen Versuchen standen Futter und Wasser ad libitum zur Verfügung.

2.2 REGISTRIERMETHODEN

2.2.1 AKTIVITÄTSREGISTRIERUNG UND DATENVERARBEITUNG

Die Aktivitätsregistrierung erfolgte elektroakustisch nach einer von Bay (1976) entwickelten Methode. Dabei wurde der durch Bewegungen des Tieres im Drahtgitter des Versuchskäfigs ausgelöste Körperschall über spezielle Körperschallmikrofone (Merula TVJ-XL, HOLTHAUSEN) aufgenommen. Er triggerte über eine Verstärkerschaltung Serien von Rechteckimpulsen (max 2,5/s). Diese wurden programmgesteuert (Apple IIeuroplus) von einem elektronischen Zähler (Demel V224) aufsummiert und die Werte in 5-min-Intervallen auf Diskette gespeichert. Die Darstellung der Originaldaten erfolgte durch einen von einem zweiten personal computer (Apple IIeuroplus) gesteuerten Plotter (Watanabe WX 4671). Je nach Fragestellung konnten dabei die Werte auch auf 15- oder 30-min-Intervalle aufsummiert werden. Um den Aktivitätsverlauf besser verfolgen zu können, wurde meist das bei chronobiologischen Darstellungen übliche Doppelplottverfahren verwendet, bei dem die Aktivität aufeinanderfolgender Versuchstage sowohl nebeneinander als auch untereinander gezeichnet wird. Für die rechnerische Analyse wurden die Daten auf 30-min-Intervalle aufsummiert und zu einer PDP 11-34 -Anlage transferiert. Zur Errechnug der Periodenlängen standen dort 2 verschiedene Verfahren zur Verfügung: die Periodogramm-Analyse nach Dörrscheidt und Beck (1975) und die Cosinor-Analyse nach Monk und Fort (1983).

Bei der Periodogrammanalyse werden die Zeitreihen der Daten in Probeperioden aufgeteilt (Intervalle von 15 bis 30 h) und für jede Probe-

periode ein Durchschnittsaktogramm (Profilaktivität) errechnet. Als Maß für die Ähnlichkeit der jeweiligen Probeperiode mit der wahrscheinlichsten Periode dient der Quotient aus der Standardabweichung der Profilaktivität und der Standardabweichung der gesamten Zeitreihe der Aktivitätsdaten, Q(P). Dieser Q(P) wird im sog. Periodogramm als Funktion der Probeperiode geplottet. Die Probeperioden, an denen Q(P) oberhalb eines Konfidenzintervalls von 99% liegt, kommen der tatsächlichen Periode am nächsten (Abele 1981). Da die Periodogrammanalyse auf dem Vergleich von Aktivitätsmustern beruht, lassen sich mit ihr auch bimodale circadiane Aktivitätsverteilungen gut analysieren.

Die Cosinor-Analyse paßt den Daten innerhalb eines vorzuwählenden Periodenlängen-Bereichs Cosinus-Funktionen an und ermittelt Lage und Höhe der Acrophasen der jeweiligen Funktionen. Diejenige Periodenlänge, bei der die Amplitude der Cosinus-Funktion maximal ist, kommt der tatsächlichen Periodenlänge am nächsten. Sie wird zusammen mit der Lage der Acrophase der Funktion angegeben. Dieses Verfahren eignet sich erfahrungsgemäß v.a. für die Analyse unimodaler Aktivitätsmuster. Es liefert auch dann noch befriedigende Ergebnisse, wenn keine klare Grenze zwischen Aktivitäts- und Ruhephase vorhanden ist. Bimodale Aktivitätsverteilungen oder Muster, bei denen Aktivitätsspitzen mit von Tag zu Tag sehr unterschiedlichen Phasenlagen vorkommen, können jedoch zu einer Lage der errechneten Acrophase führen, die nicht dem optisch erkennbaren Bild entspricht.

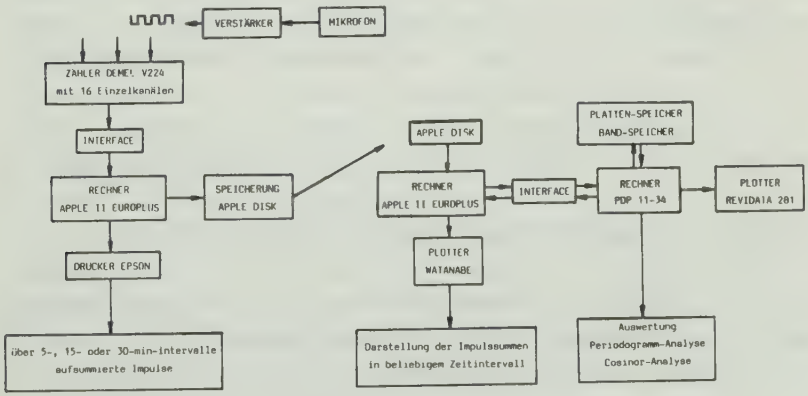


Abb. 1: Aktivitätsregistrierung und Datenverarbeitung

2.2.2 REGISTRIERUNG DES SAUERSTOFF-VERBRAUCHS

Die Registrierung des O_2-verbrauchs erfolgte im offenen System mit einem O_2-Analysator der Firma Hartmann & Braun (Magnos 2T) bei einem Luftdurchsatz von 44 l/h. Das jeweilige Versuchstier war in einem 20x25x28 cm großen, mit einem Körperschallmikrofon versehenen Drahtkäfig untergebracht, der in einer Stoffwechselküvette aus Acrylglas stand. Der Käfig enthielt eine Schlafbox, deren Vorder- und Rückseite entfernt worden war, um den Luftdurchfluß nicht zu behindern. Vor der Analyse wurde die Meßluft über $CaCl_2$ getrocknet. Einmal täglich während der Fütterungszeit erfolgte eine Nullpunkt-Korrektur am Meßgerät. Für die Auswertungen wurde aus dem Punktediagramm eines Schreibers jeweils der mittlere O_2-verbrauch pro 15-min-Intervall abgelesen. Die Versuchstiere wurden jeweils vor Beginn und nach Abschluß eines Versuchsabschnitts gewogen. In die Berechnung des O_2-verbrauchs/gxh ging die über diese beiden Werte gemittelte Körpermasse ein. Da in einigen länger dauernden Versuchsabschnitten Körpergewichtsänderungen von bis zu 20% auftraten, die Tiere aber wegen der starken Störung nicht öfter gewogen werden konnten, geben die Darstellungen den O_2-verbrauch pro Tier in $ml O_2/h$ wieder. Alle Werte wurden auf Standardbedingungen umgerechnet.

2.2.3 REGISTRIERUNG DER KÖRPERTEMPERATUR

Die Registrierung der Körpertemperatur bei *P. breviceps* erfolgte am freibeweglichen Tier telemetrisch über Miniatursender (Minimitter Mod T; Gewicht 4,5 g, Länge 3 cm, Durchmesser 1 cm, Meßgenauigkeit ± 0,1°C). Um Abstoßungsreaktionen des Gewebes zu vermeiden, wurden diese Sender in Paraffin (Elvax) eingebettet und nach einer Eichung im Wasserbad unter Ketamin-Vollnarkose (Ketanest, Parke-Davis; 70-100 mg/kg) in die Bauchhöhle implantiert. 3 bis 5 Tage nach der Implantation begann die Registrierung. Die Sendersignale wurden von einem CB-Sprechfunkgerät empfangen. Von einer mikroprozessorgesteuerten Anlage (M6502) wurde dann der von der Körpertemperatur des Tieres abhängige zeitliche Abstand zwischen den Sendersignalen ermittelt und alle 5 min ausgedruckt. Anhand der Eichkurve konnte

dann die betreffende Körpertemperatur bestimmt werden. Für die weitere Auswertung wurde das aus 3 5-min-Werten gebildete Viertelstundenmittel verwendet.

2.2.4 VERHALTENSBEOBACHTUNGEN

Der Einfluß eines Sozialpartners auf die circadiane Aktivitätsperiodik der sozial lebenden Art P. breviceps wurde überprüft, indem das Verhalten von 4 Versuchstieren dieser Art (2 ♀♀, 2 ♂♂) bei Einzel- und paarweiser Haltung beobachtet und registriert wurde. Die Paare (♀ + ♂) wurden dabei in einem 80x60x50 cm großen Drahtkäfig untergebracht, der jeweils einen Schlafkasten und Kletterstangen enthielt. Bei der Bildung der Paare wurde darauf geachtet, daß jeweils Individuen mit deutlich unterschiedlichen Spontanperiodenlängen zusammenkamen. Die Tiere wurden im LD 12:12 je 3 mal bei Einzelhaltung und 3 mal bei paarweiser Haltung während der gesamten D-phase beobachtet. Außerdem wurde das Verhalten der Paare 4 mal im Verlauf eines 49 bzw.63 Tage dauernden Versuchsabschnitts mit konstanter Beleuchtung während der gesamten Aktivitätsphase bzw.24 h lang protokolliert. Die Verhaltensbeobachtungen erfolgten mit Hilfe einer Infrarot-Fernsehanlage (Grundig), deren Monitor sich außerhalb des Versuchsraums befand. Das Beobachtungsprotokoll erfaßte in 0,5-min-Intervallen die Parameter Lokomotion, Orientierung, Nahrungsaufnahme, Trinken, Putzen, Markieren, Ruhe innerhalb und außerhalb des Schlafkastens und "Sonstiges". Für die graphische Darstellung wurde die Dauer der beobachteten Verhaltensweisen pro Viertelstundenintervall verwendet.

2.3 VERSUCHSBEDINGUNGEN

2.3.1 SIMULTANREGISTRIERUNGEN VON SAUERSTOFF-VERBRAUCH UND AKTIVITÄT

Die Versuche wurden in einem Konstantraum bei einer Umgebungstemperatur von 25±1°C durchgeführt. Die L-Beleuchtungsstärke betrug 200 lx, die D-Beleuchtungsstärke wurde durch Abdecken einer Leucht-

stoffröhre (Osram 40 W - 25) mit schwarzer Folie auf rund 10^{-1} lx für P. breviceps und D. byrnei und auf rund 10^{-3} lx für M. domestica eingestellt. Das jeweilige Versuchstier wurde täglich zu wechselnden Zeiten gefüttert.

Zur Ermittlung des Tagesmusters von Aktivität und O_2-verbrauch wurden 4 P. breviceps (Pb 14, 20, 21, 23), 4 D. byrnei (Db 15, 16, 21, 24) und 2 M. domestica (Md Do, Md Al) nach 1-2-tägiger Eingewöhnungszeit in der Stoffwechselküvette mindestens 5 Tage im LD 12:12 registriert. Bei Pb 20 und Db 16 folgte anschließend ein 6-tägiger Versuchsabschnitt mit Dauerlicht (LL) von 10^{-1} lx. In diesem Versuch wurde bei Pb 20 auch die Körpertemperatur registriert.
Um den Einfluß maskierender Direktwirkungen hoher Beleuchtungsstärken auf das Tagesmuster von Aktivität und O_2-verbrauch zu ermitteln, erhielten 2 Individuen jeder Art im Anschluß an einen LD 12:12 48 h lang einen hochfrequenten Beleuchtungswechsel von 2 h Licht und 2 h Dunkelheit, anschließend wurde wieder ein LD 12:12 geboten.

2.3.2 VERSUCHE ZUR SYNCHRONISATION UND RESYNCHRONISATION DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK

Für die Versuche zum Synchronisations- und Resynchronisationsverhalten der circadianen Aktivitätsperiodik waren die Versuchstiere in einem schallisolierten Konstantraum (25±1°C; 50±5% rel. Feuchte) einzeln in Drahtkäfigen (69x55x41 cm bei P. breviceps und M. domestica, 50x55x41 cm bei D. byrnei) untergebracht. Die Käfige enthielten Schlafkästchen und Kletterstangen (P. breviceps, M. domestica) oder Sitzplattformen aus Drahtgitter (D. byrnei). Sie befanden sich jeweils in hölzernen Beleuchtungskästen nach Kracht (1979), die zugleich der optischen und akustischen Isolation dienten. Als Lichtquellen wurden Tageslicht-Leuchtstoffröhren (Osram 20 W - 15) verwendet. Die L-Beleuchtungsstärken in den einzelnen Boxen lagen zwischen 31 und 56 lx (gemessen in der Käfigmitte gegen die Decke mit einem Digitalphotometer Tektronix J16, Probe J6511, cosinus-korrigiert), die D-Beleuchtungsstärken betrugen im Durchschnitt $3x10^{-1}$ lx bei P. breviceps und D. byrnei bzw.

$3x10^{-3}$ lx bei M. domestica. Die Versorgung der Tiere mit frischem Futter und Wasser erfolgte bei diesen Versuchen in ein- bis zweitägigen Abständen zu jeweils unterschiedlichen Tageszeiten. Zum Füttern wurde keine zusätzliche Beleuchtung eingeschaltet.

Um den endogenen Ursprung der Tagesperiodik in der Aktivitätsentfaltung nachzuweisen, erhielten 4 P. breviceps und 4 D. byrnei nach einem synchronisierenden LD 12:12 31 Tage lang Dauerlicht von 10^{-1} lx. Die Abhängigkeit der Freilaufperiodenlänge von der Beleuchtungsstärke wurde getestet, indem 6 P. breviceps (Pb 20 und Pb 21 dabei im gleichen Käfig gehalten) und 4 D. byrnei nacheinander je 21 Tage lang Dauerlicht von 10^{-3}, 10^{-1} und 10^{0} lx erhielten. Die Spontanperiodenlängen wurden jeweils rechnerisch mittels Periodogramm-Analyse bestimmt.

Die Phasenresponse des freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus wurde bei 5 P. breviceps, 3 D. byrnei und 1 M. domestica getestet. Dazu erhielten die im Dauerlicht von 10^{-1} bzw. 10^{-3} lx gehaltenen Beuteltiere alle 16 Tage einen 15-minütigen Lichtpuls von 10^{1} lx. Insgesamt wurden maximal 11 Lichtpulse im Abstand von ungefähr 2 Circadianstunden über die gesamte Circadianperiode verteilt. Bei P. breviceps diente der Aktivitätsbeginn (=0° der Circadianperiode) als Bezugspunkt für die Phasenlage des Pulses. Für die Berechnung der Dauer einer Circadianstunde wurde die mittels Periodogramm-Analyse errechnete Spontanperiodenlänge vor dem Puls zugrundegelegt. Richtung und Ausmaß der pulsinduzierten Phasenverschiebungen wurde nach einer von Lohmann (1967) vorgeschlagenen Methode graphisch aus den im 5-min-Raster geplotteten Aktogrammen bestimmt. Da nahezu keine Übergangszyklen auftraten und Aktivitätbeginn und -ende klar gegen die Ruhephase abgegrenzt waren, wurden die Phasenverschiebungen von Aktivitätsbeginn und -ende am Tag nach dem Puls abgelesen. Die pulsinduzierten Frequenzänderungen waren am Aktivitätsbeginn und -ende unterschiedlich stark ausgeprägt. Zusätzlich zur Periodogramm-Analyse wurde die Freilaufperiodenlänge τ dehalb für Aktivitätsbeginn und -ende getrennt ebenfalls graphisch aus den Originalwertplotts ermittelt. Da eines der 5 Versuchstiere erst als Reaktion auf einen der Lichtpulse eine klar abgegrenzte Aktivitätsphase zeigte, blieb es bei der Erstellung der Phasenresponse-Kurve für

P. breviceps unberücksichtigt. Bei D. byrnei war es während des gesamten Versuchszeitraums nicht möglich, den Aktivitätsbeginn klar zu definieren. Deshalb wurde die Lage des Störlichtpulses auf die mittels Cosinor-Analyse errechnete Acrophase des vorhergehenden Versuchsabschnitts (=0° der Circadianperiode) bezogen.

Um zu überprüfen, ob die durch kurze Lichtpulse induzierten Phasenverschiebungen bei P. breviceps zu einer Synchronisation des circadianen Aktivitätsrhythmus mit einem Licht-Dunkel-Wechsel mit extrem verkürzter Photoperiode ausreichen, erhielten 4 P. breviceps im Anschluß an die Phasenresponse-Versuche 35 Tage lang einen LD mit 0,25 h Licht- und 23,75 h Dunkelzeit.

Das Resynchronisationsverhalten der Aktivitätsperiodik nach 8-stündigen Phasenverschiebungen von LD-Zyklen mit unterschiedlich langer Photoperiode (LD 12:12 und LD 8:16) wurde an 4 P. breviceps und 4 D. byrnei getestet. Dazu wurde der synchronisierende LD jeweils durch eine einmalige Verlängerung der D-zeit um 8 h zurückverschoben (delay-shift) und nach erfolgter Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik durch eine einmalige Verkürzung der L-zeit wieder um 8 h vorverlagert (advance-shift). Der Resynchronisationsverlauf wurde graphisch aus den Originalwertdiagrammen ermittelt. Da bei P. breviceps hohe Beleuchtungsstärken den Aktivitätsrhythmus stark maskieren, erschien es sinnvoll, dazu nach der Rückverschiebung des Zeitgebers die Reaktion des Aktivitätsendes, nach der Vorverlagerung dagegen die des Aktivitätsbeginns zu erfassen. Bei D. byrnei diente der Beginn des Aktivitätsschwerpunkts als Bezugspunkt für den Verlauf der Resynchronisation. Für die weitere Analyse des Synchronisationsverhaltens der circadianen Aktivitätsperiodik der beiden Arten wurde 4 P. breviceps und 2 D. byrnei nach einer einmaligen 8-stündigen Rückverschiebung und Vorverlagerung einer einzigen Zeitgeberperiode (LD 12:12) 15 und 20 Tage lang Dauerlicht von 10^{-1} lx geboten.

3. ERGEBNISSE

3.1 TAGESPERIODIK VON AKTIVITÄT UND O_2-VERBRAUCH IM LD 12:12

3.1.1 DURCHSCHNITTLICHES TAGESMUSTER VON AKTIVITÄT UND O_2-VERBRAUCH

In einem Licht-Dunkel-Wechsel von 12 h Licht und 12 h Dunkelheit zeigen Aktivität und O_2-verbrauch bei allen drei Arten ausgeprägte tagesperiodische Variationen. Abb. 2 faßt die Ergebnisse von jeweils mindestens 5-tägigen kontinuierlichen Registrierungen beider Parameter an 4 Petaurus breviceps, 4 Dasyuroides byrnei und 2 Monodelphis domestica zusammen. Für jedes Versuchstier ist der mittlere tagesperiodische Verlauf von Aktivität und O_2-verbrauch in Stundenwerten dargestellt, bei Pb 20 ist außerdem das mittlere Tagesmuster der Körpertemperatur eingezeichnet. P. breviceps (obere Reihe) ist fast ausschließlich während der D-zeit aktiv. Aktivitätsschwerpunkte und Maximalwerte im O_2-verbrauch liegen bei 3 der 4 Versuchstiere direkt nach Beginn und kurz vor Ende der D-zeit, sodaß jeweils ein bimodales Muster entsteht. Lediglich bei Pb 14 ist das Tagesmuster von Aktivität und O_2-verbrauch unimodal. Bezogen auf die L-zeit steigt der O_2-verbrauch während der D-zeit um durchschnittlich 38,5% an.

Die Ergebnisse der Simultanregistrierung von Aktivität, Körpertemperatur und O_2-verbrauch an Pb 20 zeigen, daß Körpertemperatur und O_2-verbrauch ein gleichverlaufendes mittleres Tagesmuster haben. Beide Parameter steigen mit dem Beginn der D-zeit an und fallen nach Beginn der L-zeit wieder ab. In den letzten 3 Stunden vor "Licht-an" ist die durchschnittliche Körpertemperatur am höchsten. In der Ruhephase beträgt die durchschnittliche Körpertemperatur 36,0±0,2°C, in der Aktivitätsphase 37,0±0,1°C, bei einer mittleren Maximum-Minimum-Differenz von 2,6°C. Körpertemperaturmessungen im LD 12:12 wurden bei einem weiteren Versuchstier (Pb 23) ohne gleichzeitige Registrierung des O_2-verbrauchs unter den in Kap. 2.3.2 angegebenen Bedingungen durchgeführt. Hier belief sich die mittlere Körpertemperatur in der Ruhephase auf 36,1±0,2°C und in der Aktivitätsphase auf 37,1±0,2°C. Die mittlere Maximum-Minimum-Differenz lag bei 2,2°C.

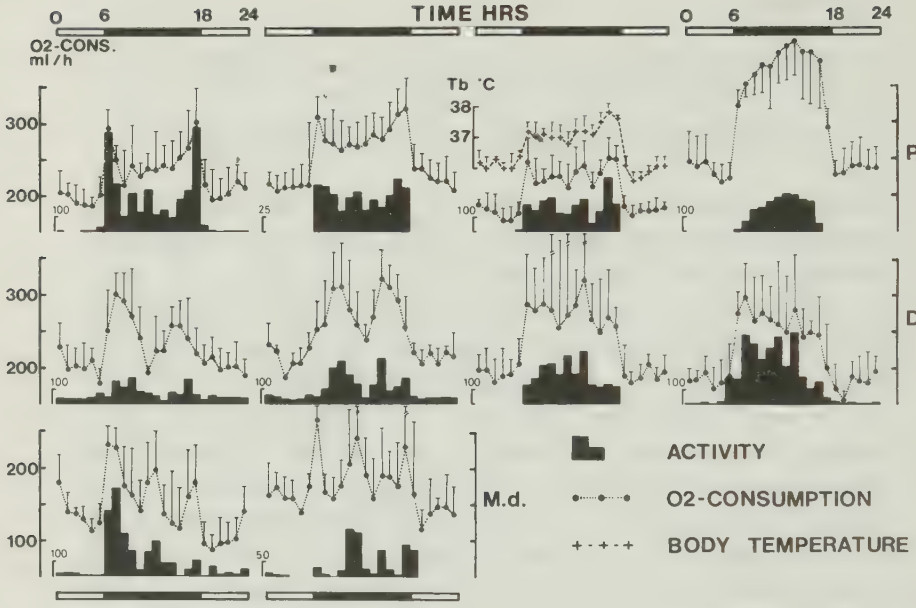


Abb. 2:

Durchschnittliches 24-h-Muster von Aktivität, O_2-verbrauch (±SD) und Körpertemperatur (±SD) bei 4 Petaurus breviceps (oben, v.l.n.r.: Pb 21: ♀ 165 g; Pb 23: ♀ 193 g; Pb 20: ♂ 141 g; Pb 14: ♂ 153 g), 4 Dasyuroides byrnei (Mitte: Db 15: ♀ 108 g; Db 16: ♀ 113 g; Db 21: ♂ 113 g; Db 24: ♂ 129 g) und 2 Monodelphis domestica (unten: Md Do: ♀ 104 g; Md Al: ♂ 140 g) im LD 12:12 von $200:10^{-1}$ lx für P. breviceps und D. byrnei und von $200:10^{-3}$ lx für M. domestica. Es sind Stundenmittelwerte einer mindestens 5-tägigen kontinuierlichen Simultanregistrierung der jeweiligen Parameter dargestellt.

Bei D. byrnei ist das mittlere tagesperiodische Muster von Aktivität und O_2-verbrauch charakterisiert durch einen eher allmählichen Anstieg nach Beginn und einen ebenso allmählichen Abfall zum Ende der D-zeit hin. Der Tagesverlauf des O_2-verbrauchs zeigt 2 bis 3 Maxima, deren Phasenlagen interindividuell stark variieren.

Auch die Tag-zu-Tag-Variation ist beträchtlich. Das kommt in den z.T. sehr hohen Standardabweichungen zum Ausdruck. Die nächtliche Zunahme des O_2-verbrauchs beträgt durchschnittlich 37,7%. Obwohl bei allen Versuchstieren der Aktivitätsschwerpunkt in der D-zeit liegt, sind besonders die beiden untersuchten ♀♀ auch während der L-zeit aktiv. In diesem Versuch entfaltet Db 15 21,5% und Db 16 23% der Gesamtaktivität während der L-zeit.

M. domestica zeigt ein dreigipfliges mittleres Muster von Aktivität und O_2-verbrauch mit Maximalwerten im O_2-verbrauch zu Beginn der D-zeit. Selten sind die Tiere auch während der L-zeit aktiv. Der O_2-verbrauch ist während der D-zeit durchschnittlich 29% (♂) und 44% (♀) höher als in der L-zeit (L=100%).

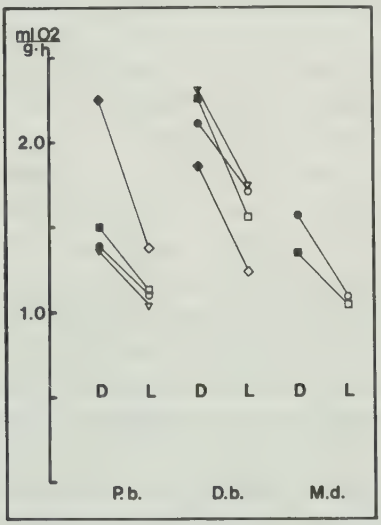


Abb. 3

Durchschnittlicher O_2-verbrauch in mlO_2/gxh während der D-und L-zeit eines LD 12:12 von $200:10^{-1}$ lx bei 4 Petaurus breviceps und 4 Dasyuroides byrnei und von $200:10^{-3}$ lx bei Monodelphis domestica. (◆ Pb 14, ◘ Pb 20, ● Pb 21, ▼ Pb23; ● Db 15, ▼ Db 16, ◆ Db 21, ◘ Db 24; ● Md Do, ◘ Md Al; Körpermassen der Versuchstiere s. Legende der Abb. 2).

In Abb. 3 sind die mittleren O_2-verbrauchswerte in $ml O_2/gxh$ während der D- und während der L-zeit für jedes untersuchte Tier zusammengefaßt . Auch hier deutet sich die größte interindividuelle Variation bei D. byrnei an, und zwar sowohl in den D- als auch in den L-Werten. Die beiden $\varphi\varphi$ (○ und ▽), die auch während der L-zeit aktiv sind, haben dementsprechend die höchsten "Ruhewerte". Die drei P. breviceps mit bimodalem Aktivitätsmuster (● , ▼ und ■) haben in der D- und in der L-zeit sehr ähnliche mittlere O_2-verbrauchswerte. Bei Pb 14 (◆) liegen beide Werte deutlich höher. Die in Kap. 3.4.1 beschriebenen Verhaltensbeobachtungen an diesem Tier haben gezeigt, daß es lokomotorisch besonders aktiv ist, was natürlich zu einem erhöhten O_2-verbrauch führt.

3.1.2 ULTRADIANPERIODIK VON AKTIVITÄT UND O_2-VERBRAUCH

Betrachtet man nicht über mehrere Tage gemittelte Stundenwerte von Aktivität und O_2-verbrauch, sondern verfolgt den täglichen Verlauf der Viertelstundenwerte beider Parameter, so wird deutlich, daß die Aktivitätsentfaltung nicht kontinuierlich verläuft, sondern durch ein artspezifisches Muster von Aktivitätsschüben und kurzen Ruhephasen charakterisiert ist. Dabei wird jeder Aktivitätsschub von einem Anstieg des O_2-verbrauchs (bei P. breviceps auch der Körpertemperatur), jede kurze Ruhephase von einem Abfall des O_2-verbrauchs begleitet. Abb. 4 vergleicht dieses ultradiane Muster bei je einem Vertreter der drei Arten im LD 12:12, bei P. breviceps und D. byrnei auch in einem anschließenden Versuchsabschnitt mit einer konstanten Beleuchtungsstärke von 10^{-1} lx.

Bei P. breviceps ist die Aktivitätsphase gekennzeichnet durch einen regelmäßigen Wechsel von Aktivitätsschüben und kurzen Ruhephasen. Im LD 12:12 sind die Phasenlagen des ersten und des letzten Schubes an aufeinanderfolgenden Tagen gleich. Während der L-zeit zeigen Aktivität, O_2-verbrauch und Körpertemperatur keine kurzperiodischen Schwankungen und bleiben auf einem konstant niedrigen Niveau. Unter konstanten Beleuchtungsbedingungen bleibt das für P. breviceps charakteristische tages- und kurzperiodische Muster von Aktivität, O_2-verbrauch und Körpertemperatur bestehen. Alle drei Parameter

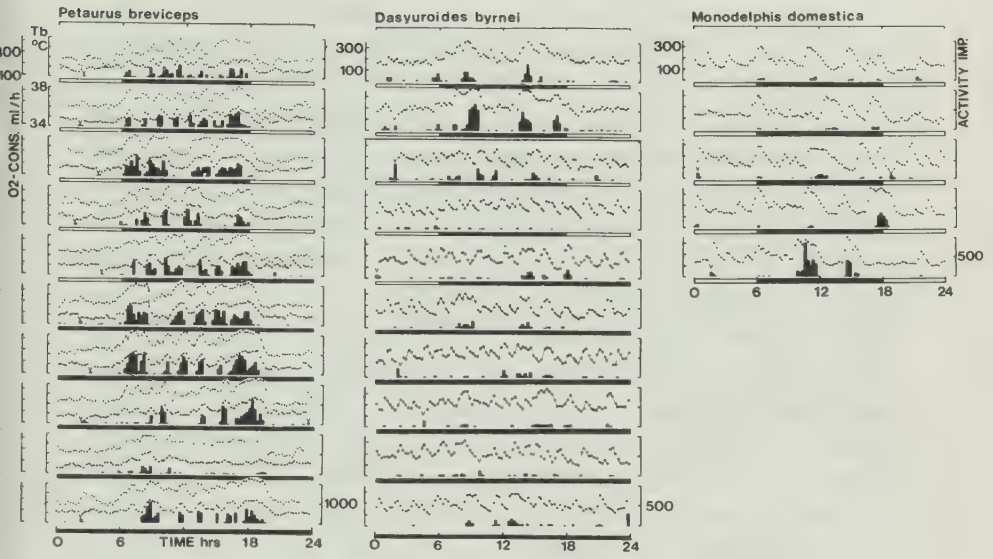


Abb. 4

Tages- und Kurzzeitperiodik von Aktivität (Histogramme), O_2-verbrauch (Punkte) und Körpertemperatur (Kreuze) eines Petaurus breviceps-♂, (links, Pb 20: 141 g), eines Dasyuroides byrnei-♀ (Mitte, Db 16: 113 g) und eines Monodelphis domestica-♂ (rechts, Md AL: 140 g). Die registrierten Parameter sind im 15-min-Raster dargestellt. Fütterungszeiten sind durch Pfeile gekennzeichnet.

Pb 20: 5 aufeinanderfolgende Tage im LD 12:12 ($200:10^{-1}$ lx) und 5 aufeinanderfolgende Tage im LL (10^{-1} lx).

Db 16: 5 Tage im LD 12:12 ($200:10^{-1}$ lx) und 5 Tage im LL (10^{-1} lx). Tag 1+2 und Tag 3-10 stammen von verschiedenen Versuchsabschnitten.

Md Al: 5 aufeinanderfolgende Tage im LD 12:12 ($200:10^{-3}$ lx).

zeigen hier einen freilaufenden Circadianrhythmus, dessen Periodenlänge jeweils 24,2 h beträgt.

Bei D. byrnei fallen im LD 12:12 auch während der L-zeit kurzperiodische Schwankungen im Muster des O_2-verbrauchs auf.

Sie sind nicht bei allen Individuen gleich stark ausgeprägt und treten auch beim gleichen Versuchstier nicht immer auf. Trotz identischer Versuchsbedingungen variiert z.B. der O_2-verbrauch von Db 16 im LD 12:12 während der in Abb. 4 dargestellten ersten beiden Versuchstage in der L-zeit weniger stark als während der darunter gezeichneten beiden Tage eines später durchgeführten Versuchs. Auch im anschließenden LL von 10^{-1} lx zeigt dieses Tier ein nahezu polyphasisches Muster von Aktivität und O_2-verbrauch. Die Tendenz, über längere Zeit hinweg ein polyphasisches Aktivitätsmuster zu entfalten, konnte auch bei den anderen Db-Versuchstieren immer wieder beobachtet werden.

Bei M. domestica steigt der O_2-verbrauch im LD 12:12 kurz vor Beginn der D-zeit an und erreicht auch dann relativ hohe Werte, wenn zu diesem Zeitpunkt nicht viel Aktivität registriert werden kann (Abb. 4, rechts). Diesem ersten Peak zu Beginn der D-zeit folgen nach einer unterschiedlich langen Kurzruhephase dann meist noch 3 weitere Aktivitätsschübe, deren Phasenlagen stark variieren. Auch Amplitude und Dauer der einzelnen Schübe sind von Tag zu Tag nicht konstant. Im Vergleich zu P. breviceps und D. byrnei fällt auf, daß die Kurzruhephasen bei M. domestica sehr lang sind, sodaß das Tier insgesamt nur recht wenig Zeit aktiv verbringt. Einzelne Aktivitätsschübe mit erhöhtem O_2-verbrauch können auch während der L-zeit vorkommen.

Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die bei den einzelnen Individuen der 3 untersuchten Arten für die D-zeit eines LD 12:12 ermittelte durchschnittliche Anzahl und Dauer der Aktivitätsschübe (α') und Kurzruhephasen (ϱ'). Danach weist P. breviceps die größte Anzahl an Kurzperioden pro D-zeit auf. Bei D. byrnei scheint die interindividuelle Variation in der Ausprägung der Ultradianrhythmik am größten zu sein. Bei M. domestica fällt v.a. die lange Dauer der Kurzruhephasen auf.

Tab. 1:

Durchschnittliche Zahl und Dauer der kurzperiodischen Änderungen des O_2-verbrauchs während der D-zeit eines LD 12:12 von 200:10^{-1} lx bei Petaurus breviceps und Dasyuroides byrnei und von 200:10^{-3} lx bei Monodelphis domestica (n=jeweils 5 Tage).
Die Zahlen wurden ermittelt, indem für jeden der 5 Registriertage der mittlere O_2-verbrauch pro D-zeit berechnet wurde. Alle über diesem Wert gelegenen Viertelstundenwerte wurden als zu einem "Aktivitätsschub" (♂'), alle darunter gelegenen als zu einer Kurzruhephase (♀') gehörend gewertet. Der kurzperiodische Verlauf des O_2-verbrauchs wurde deshalb für die Bestimmung von ♂' und ♀' verwendet, weil der Aktivitätsverlauf eine solche Abgrenzung oft nicht erlaubt. Die Tiere verharren nämlich auch während eines Aktivitätsschubs oft für kurze Zeit bewegungslos oder führen Bewegungen aus, die nicht viel Körperschall im Registrierkäfig produzieren. Bei einer Beurteilung der Ultradianperiodik nach dem Aktivitätsverlauf müßten solche Abschnitte als Kurzruhephasen gewertet werden, obwohl der O_2-verbrauch dabei nicht unter die oben definierte Schwelle abfällt und damit anzeigt, daß nach wie vor ein hohes Aktivierungsniveau vorliegt. Lediglich die äußerst kurzen Ruhephasen von Pb 14 (vgl. Kap. 3.4.1) können mit dieser Methode nicht ausgewertet werden.

VT	Zahl	♂'(min)	♀'(min)
Pb 21	6	57	79
Pb 23	6,4	61	62
Pb 20	5,8	74	72
$\bar{X}$	6,1	64	71
Db 15	7	51	56
Db 16	5,2	70	67
Db 21	3,4	122	94
Db 24	4,6	95	64
$\bar{X}$	5,1	85	70
Md Do	3,8	98	125
Md Al	4,8	71	105
$\bar{X}$	4,3	85	115

3.1.3 MASKIERENDE DIREKTWIRKUNG VON LICHT

Der aktuelle Wert einer tagesperiodischen Funktion wird nicht allein endogen durch ihren circadianen Verlauf bestimmt, sondern resultiert auch aus hemmenden oder verstärkenden sog. maskierenden Direktwirkungen verschiedener Umweltfaktoren. So beeinflußt Licht den Aktivitätsverlauf nicht nur durch seine Zeitgeberwirkung auf das circadiane System, die aktuelle Beleuchtungsstärke hat auch einen direkten Einfluß darauf, ob und wie aktiv ein Tier zu einer bestimmten Phase seines Circadianrhythmus ist. Um anhand des Aktivitätsverlaufs Aussagen über Reaktionen des endogenen Circadianrhythmus machen zu können, ist es deshalb notwendig zu wissen, welche Direktwirkung die aktuelle Beleuchtungsstärke auf die Aktivitätsentfaltung hat.

Die maskierende Direktwirkung hoher Beleuchtungsstärken auf den circadianen Verlauf von Aktivität und O_2-verbrauch wurde überprüft, indem jeweils 2 Vertreter jeder Art im Anschluß an einen LD 12:12 48 h lang einem hochfrequenten Beleuchtungswechsel von 2 h Licht und 2 h Dunkelheit ausgesetzt wurden. Je stärker der maskierende Einfluß des Lichts, desto stärker müßte der O_2-verbrauch in den Kurz-L-Phasen absinken. In Abb. 5 ist die Reaktion eines Vertreters der drei Arten dargestellt. Bei P. breviceps (oben) ist der O_2-verbrauch während der subjektiven Nacht in den Kurz-D-Phasen deutlich höher als in den Kurz-L-Phasen. Während des subjektiven Tages reagiert das Tier nur schwach auf den kurzperiodischen Beleuchtungswechsel. Das M. domestica-♂ (unten) verhält sich ähnlich. Bei D. byrnei dagegen (Mitte) ist der O_2-verbrauch in den Kurz-D-Phasen weder während der subjektiven Nacht noch während des subjektiven Tages deutlich höher als in den Kurz-L-Phasen, obwohl der O_2-verbrauch des Tieres insgesamt ein polyphasisches Muster zeigt.

Abb. 6 faßt die Ergebnisse für alle untersuchten Tiere zusammen. Die Säulen geben jeweils an, um wieviel % der O_2-verbrauch während der Kurz-D-Phasen in der subjektiven Nacht (ausgefüllt) und im subjektiven Tag (schraffiert) der aufeinanderfolgenden Versuchstage gegenüber den Kurz-L-Phasen erhöht ist. Bei P. breviceps ist der

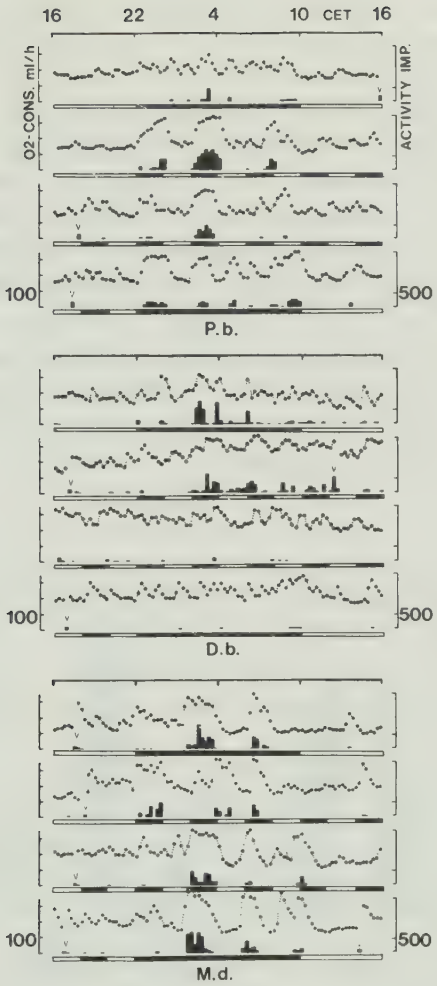


Abb. 5:

Maskierende Direktwirkung von Licht auf das 24-h-Muster von Aktivität (Histogramme) und O_2-verbrauch (Punkte) bei einem Petaurus breviceps (Pb 21: ♀ 190 g), einem Dasyuroides byrnei (Db 16: ♀ 111 g) und einem Monodelphis domestica (Md Al: ♂ 140 g). Die registrierten Parameter sind im 15-Minuten-Raster dargestellt, Fütterungszeiten sind durch Pfeile markiert. Im Anschluß an einen LD 12:12 ($200:10^{-1}$ lx bei P. breviceps und D. byrnei und $200:10^{-3}$ lx bei M. domestica) wurden die Tiere 48 h lang einem hochfrequenten Lichtwechsel von 2 h Licht und 2 h Dunkelheit (L- und D-Beleuchtungsstärke wie vorher) ausgesetzt, anschließend wurde wieder ein LD 12:12 geboten.

Direkteinfluß des Lichts stark abhängig von der circadianen Phase: während der subjektiven Nacht fällt der O_2-verbrauch in den Kurz-L-Phasen stark ab, während des subjektiven Tages reagieren die Tiere auf den Beleuchtungswechsel dagegen nur schwach. Bei D. byrnei ist die maskierende Direktwirkung des Lichts wesentlich geringer und unabhängig von der circadianen Phase: sowohl in der subjektiven Nacht als auch am subjektiven Tag ist der O_2-verbrauch während der Kurz-D-Phasen nur wenig höher als während der Kurz-L-Phasen. Die beiden M. domestica-Versuchstiere verhalten sich unterschiedlich: während das Männchen -wie P. breviceps- während der subjektiven Nacht in den Kurz-D-Phasen deutlich höhere Werte im O_2-verbrauch aufweist als in den Kurz-L-Phasen und am subjektiven Tag kaum auf den kurzperiodischen Beleuchtungswechsel reagiert, verhält sich das Weibchen gerade entgegengesetzt.

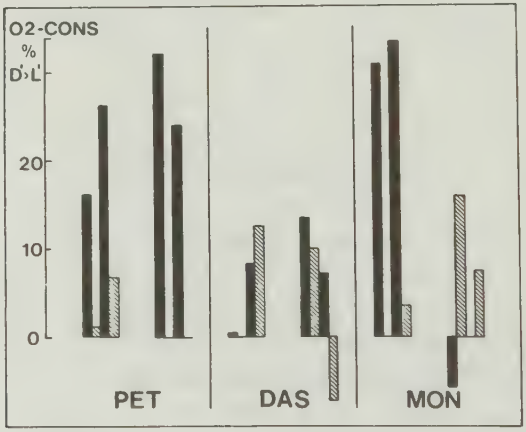


Abb. 6:

Maskierende Direktwirkung eines 48-stündigen LD 2:2 von $200{:}10^{-1}$ lx bei Petaurus breviceps und Dasyuroides byrnei und $200{:}10^{-3}$ lx bei Monodelphis domestica. Die Säulendarstellung gibt an, um wieviel % der O_2-verbrauch während der Kurz-D-Phasen in der subjektiven Nacht (ausgefüllt) und am subjektiven Tag (schraffiert) der beiden aufeinanderfolgenden Versuchstage höher ist als während der Kurz-L-Phasen. V.l.n.r.: Pb 23, Pb 21, Db 16, Db 21, Md A1, Md Do.

3.2 CIRCADIANE AKTIVITÄTSPERIODIK UNTER KONSTANTEN BELEUCHTUNGSBEDINGUNGEN

3.2.1 NACHWEIS EINES ENDOGENEN RHYTHMUS

Unter konstanten Beleuchtungsbedingungen bleibt der circadiane Aktivitätsrhythmus bestehen. Seine Periodenlänge weicht bei den meisten Organismen von 24 h ab. Dadurch wird belegt, daß die Periodik endogenen Ursprungs ist.

Auch bei Petaurus breviceps und Dasyuroides byrnei bleibt der artspezifische Aktivitätsrhythmus unter konstanten Beleuchtungsbedingungen erhalten. Als Beispiel dafür gibt Abb. 7 in Histogrammform den Aktivitätsverlauf von Pb 23 und Db 24 im LL von 10^{-1} lx an jeweils 31 aufeinanderfolgenden Tagen wieder. Pb 23 zeigt hier wie im LD 12:12 einen klaren Wechsel zwischen Aktivitäts- und Ruhephasen. Die Periodenlänge τ des freilaufenden Circadianrhythmus beträgt 23,7 h. Auch bei Db 24 bleibt der arttypische Aktivitätsverlauf mit einer weniger deutlich gegen die Ruhephase abgegrenzten Aktivitätsphase unter konstanten Beleuchtungsbedingungen erhalten. Die Periodenlänge des endogenen Aktivitätsrhythmus liegt hier genau bei 24 h.
In Tab. 2 sind in Spalte 1 (LL1) die Ergebnisse dieses Versuchs zusammengefaßt . Bei P. breviceps kommen Periodenlängen unter und über 24 h vor. Bei D. byrnei weicht τ wenig oder gar nicht von 24 h ab.

3.2.2 EINFLUSS DER BELEUCHTUNGSSTÄRKE AUF DIE FREILAUFPERIODENLÄNGE

Aschoff (1960, 1979) vermutet eine regelhafte Beziehung zwischen der endogenen Periodenlänge τ und der Beleuchtungsintensität. Bei nachtaktiven Arten sollte τ positiv mit der Beleuchtungsstärke korreliert sein.

Abb. 8 vergleicht die Reaktion des endogenen Aktivitätsrhythmus von P. breviceps und D. byrnei auf eine sukzessive Erhöhung der LL-Intensität von 10^{-3} über 10^{-1} auf 10^{0} lx nach jeweils 21 Tagen.

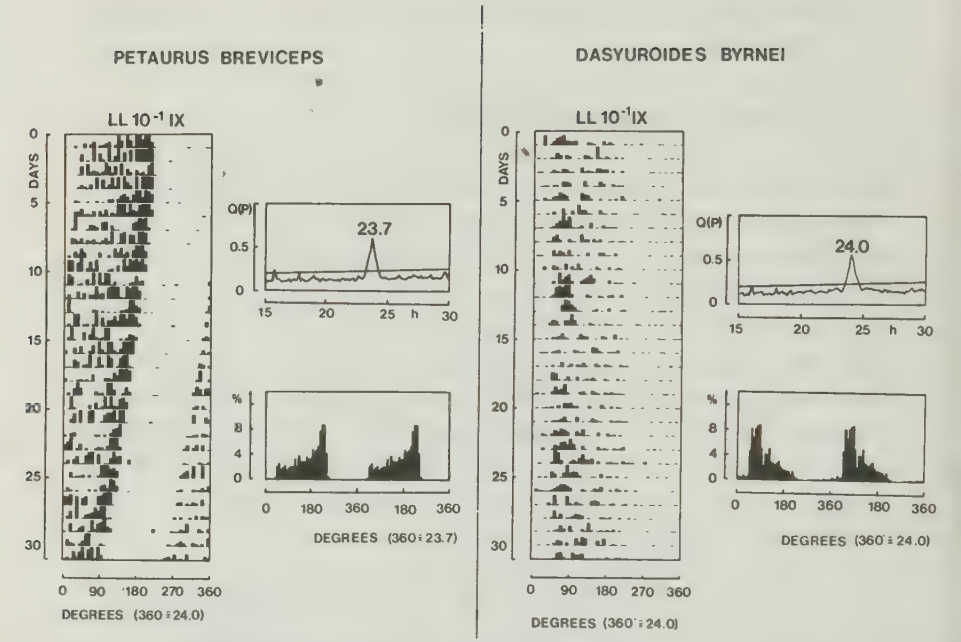


Abb. 7:

Freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (Pb 23, links) und Dasyuroides byrnei (Db 24, rechts) unter konstanten Beleuchtungsbedingungen (LL=10^{+} lx). Die rechts neben den im 30-min-Raster gezeichneten Originalplotts aufgetragenen Diagramme geben die Ergebnisse der Periodogramm-Analyse der betreffenden Daten wieder (Periodogramm oben, Profilaktivität unten).

Bei Pb 23 verkürzt sich die Freilaufperiodenlänge von 24,0 h bei 10^{-3} lx über 23,8 h bei 10^{-1} lx auf 23,6 h bei 10^{0} lx. Db 24 dagegen reagiert auf die Änderungen der Beleuchtungsstärke fast nicht.

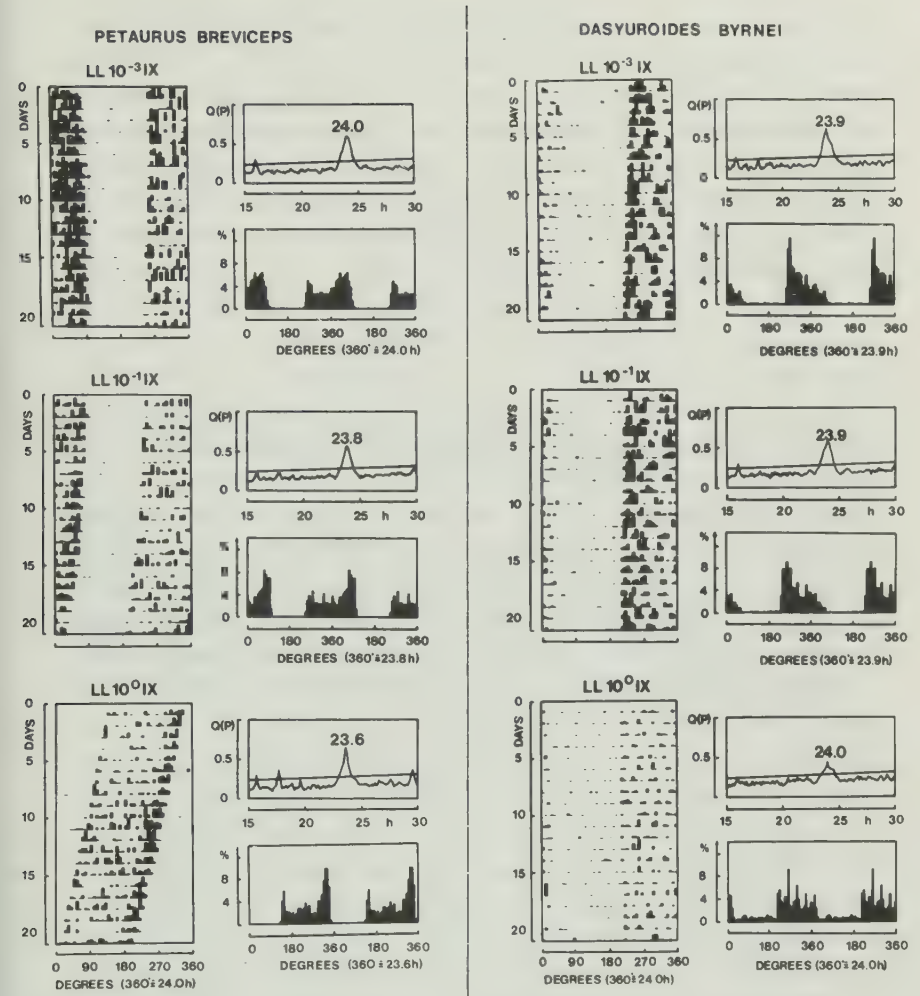


Abb. 8:

Circadiane Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (Pb 23, links) und Dasyuroides byrnei (Db 24, rechts) bei drei verschiedenen konstanten Beleuchtungsstärken. Die rechts neben den im 30-min-Raster gezeichneten Originalplotts aufgetragenen Diagramme geben die Ergebnisse der Periodogramm-Analysen der betreffenden Daten wieder (Periodogramm oben, Profilaktivität unten).

In Tab. 2 sind unter LL2 die mittels Periodogramm-Analyse errechneten Periodenlängen aller Versuchstiere bei den verschiedenen Beleuchtungsstärken zusammengefaßt. Bei P. breviceps ändert sich die Periodenlänge in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke unsystematisch und damit nicht entsprechend der Aschoff'schen Circadianregel. Auch bei D. byrnei ist keine Abhängigkeit der Periodenlänge von der Beleuchtungsstärke im Sinne der Aschoff'schen Regel gegeben.

Tab. 2:

Periodenlänge des freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus bei 6 Petaurus breviceps und 4 Dasyuroides byrnei unter verschiedenen konstanten Beleuchtungsbedingungen.
ap: aperiodisch
*: Im Versuch LL2 wurden die Versuchstiere Pb 20 und Pb 21 im gleichen Käfig gehalten. Der Aktivitätsverlauf zeigte, daß der Aktivitätsbeginn sich nach vorne, das Aktivitätsende sich aber nach hinten verlagerte. Die Periodogramm-Analyse errechnete in diesem Fall nur die über 24 h gelegene und stärker ausgebildete Freilaufkomponente. Die Vermutung, daß die beiden Tiere ihre circadianen Aktivitätsrhythmen nicht aufeinander synchronisieren konnten, wurde dann durch später durchgeführte Versuche (Kap. 3.4) bestätigt.

VT	LL1	LL2		
	10^{-1} lx	10^{-3} lx	10^{-1} lx	10^{0} lx
Pb 14	24,0	24,0	23,5	24,8
Pb 17	-	24,0	23,6	23,8
Pb 19	-	ap	23,7	24,3
Pb 23	23,7	24,0	23,8	23,6
Pb 20	24,4	24,3*	24,3*	24,6*
Pb 21	23,7			
Db 15	24,0	23,6	23,5	23,5
Db 16	24,0	24,1	23,9	24,2
Db 21	23,9	23,6	23,6	23,5
Db 24	24,0	23,9	23,9	24,0

3.3 SYNCHRONISATIONSVERHALTEN DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK

Im lichtsynchronisierten Zustand nimmt die circadiane Aktivitätsperiodik eine stabile, artcharakteristische Phasenbeziehung zum Beleuchtungswechsel ein. Die Phasenwinkeldifferenz zwischen korrespondierenden Phasen von Aktivitätsrhythmus und Licht-Dunkel-Wechsel hängt dabei von der endogenen Periodenlänge des Aktivitätsrhythmus und von der Stärke des Zeitgebers ab (Hoffmann 1963, 1969; Aschoff 1969). Um eine stabile Phasenbeziehung zu erreichen, muß die Phasenlage des circadianen Aktivitätsrhythmus vom Licht-Dunkel-Wechsel jeden Tag um den Betrag korrigiert werden, um den die endogene von der äußeren 24-h-Periodik abweicht.

Pittendrigh und Daan (1976a, 1976b) haben gezeigt, daß Beleuchtungswechsel, die lediglich aus zwei kurzen Lichtpulsen zu Beginn und Ende der subjektiven Nacht bestehen (Skelettphotoperioden), ausreichen können, um den Aktivitätsrhythmus mit der Periodik dieses Beleuchtungswechsels zu synchronisieren. Dieses Phänomen hat zu der Annahme geführt, daß für die Synchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik mit dem Licht-Dunkel-Wechsel v.a. die differentielle Lichtwirkung, d.h. die Beleuchtungsänderungen zu Beginn und Ende der Nacht, entscheidend ist (Pittendrigh und Daan 1976b). Diesem Modell einer Synchronisation durch nicht-parametrische Lichtwirkung bei Säugern liegen v.a. Versuche mit nachtaktiven Nagern zugrunde, die auch unter natürlichen Beleuchtungsbedingungen lediglich einer Skelettphotoperiode ausgesetzt sind, da sie sich tagsüber im Dunkel ihrer Erdbauten aufhalten. Bereits Pittendrigh und Daan weisen auf die Möglichkeit hin, daß solche Arten eine besondere Sensibilität gegenüber Lichtänderungen entwickelt haben könnten, da die Beleuchtungsänderungen die einzigen Informationen sind, die die Tiere natürlicherweise vom äußeren Beleuchtungswechsel wahrnehmen. Bei Arten, die während der Ruhephase nicht so sehr gegen das Licht abgeschirmt sind, könnte dagegen auch die Lichtdauer die Phasenlage des circadianen Aktivitätsrhythmus beeinflussen. Aus diesem Grund erschien es angebracht, bei Petaurus breviceps, Dasyuroides byrnei und Monodelphis domestica die Bedeutung der differentiellen und proportionalen Beleuchtungswirkung für die Synchronisation der endogenen Aktivitätsperiodik zu überprüfen.

3.3.1 REAKTION DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK AUF BELEUCHTUNGS-ÄNDERUNGEN

3.3.1.1 PHASENRESPONSE DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK

Nach Pittendrigh und Daan (1976b) wird die endogene Aktivitätsperiodik daduch mit dem Beleuchtungswechsel synchronisiert, daß die Beleuchtungsänderungen zu Beginn und Ende der Aktivitätszeit Phasenverschiebungen des circadianen Aktivitätsrhythmus bewirken, die die Differenz zwischen der endogenen Periode und der Periode des Zeitgebers ausgleichen. Tatsächlich reagiert die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik auf kurze Lichtpulse (Beleuchtungsänderungen) mit charakteristischen Phasenverschiebungen (DeCoursey 1960, Pittendrigh 1960, Daan und Pittendrigh 1976a). Störlichtpulse zur Zeit des Aktivitätsbeginns führen bei dunkelaktiven Arten zu Phasenverschiebungen des Aktivitätsrhythmus nach hinten (delays), Beleuchtungsänderungen am Ende der Aktivitätsphase verlagern den Aktivitätsrhythmus nach vorne (advances). Trägt man den Betrag der pulsinduzierten Phasenverschiebung des Aktivitätsrhythmus (=Phasenresponse) als Funktion der Phasenlage des Pulses auf, so erhält man eine sog. Phasenresponse-Kurve (PRC).

Eine Synchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik eines nachtaktiven Tieres mit einer unter 24 h gelegenen Spontanperiode durch die Beleuchtungsänderung kann dann erfolgen, wenn die durch Störlichtpulse am Aktivitätsbeginn ausgelösten negativen Phasenverschiebungen des Aktivitätsrhythmus groß genug sind, um die Differenz zwischen T und τ auszugleichen. Liegt die Spontanperiode dagegen über 24 h, so muß der advance-Anteil der Phasenresponse-Kurve größer sein als der delay-Anteil.

Um Hinweise auf die Bedeutung solcher differentieller Lichtwirkungen für die Synchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik der drei Marsupialia-Arten zu erhalten, wurden Phasenresponseversuche durchgeführt.

Ein 15-minütiger Störlichtpuls von 30-50 lx, der den im LL von 10^{-1} lx freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus von P. breviceps am Aktivitätsbeginn trifft, kann tatsächlich zu einer negativen

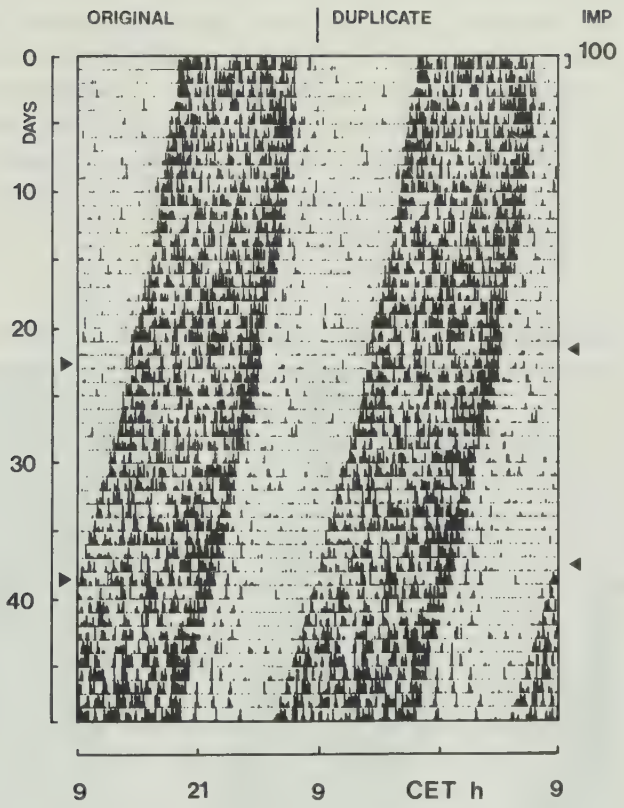


Abb. 9:

Reaktion der unter konstanten Beleuchtungsbedingungen (LL=10^{-1} lx) freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (Pb 21) auf 15-minütige Störlichtpulse von 10^{1} lx. Der Aktivitätsverlauf ist im 5-min-Raster als Doppelplott dargestellt. Tage, an denen Lichtpulse geboten wurden, sind mit Pfeilen markiert. Der Zeitpunkt des Lichtpulses ist schraffiert. Puls 1: 7°, Puls 2: 46° der circadianen Aktivitätsperiodik, bezogen auf den Aktivitätsbeginn = 0° der Circadianperiode.

Phasenverschiebung des Aktivitätsrhythmus führen. Um dies zu veranschaulichen, zeigt Abb. 9 einen Ausschnitt aus dem Versuch mit Pb 21. Ein Lichtpuls auf die Phase 7° der Aktivitätsperiode verschiebt die Aktivitätsphase hier nach hinten. Die Phasenverschiebung $\Delta\varphi$ beträgt beim Aktivitätsbeginn -50 Circadianmin., am Aktivitätsende ist sie mit lediglich -20 Circadianmin. geringer. Ein entsprechender Lichtpuls, der 46° nach Aktivitätsbeginn geboten wird, bewirkt bei diesem Tier jedoch keine Phasenverschiebung des Aktivitätsrhythmus (Abb.9, 2. eingezeichneter Puls).

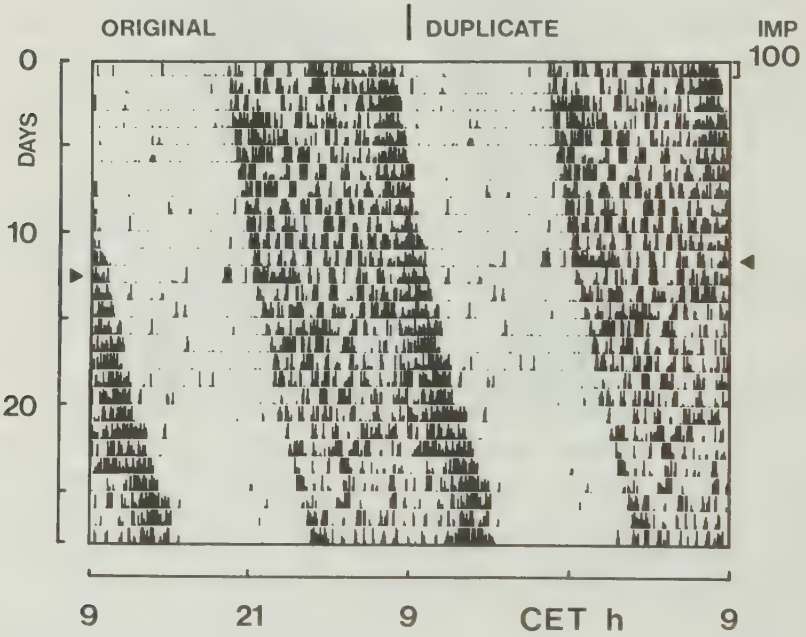


Abb. 10:

Reaktion der unter konstanten Beleuchtungsbedingungen ($LL=10^{-1}$ lx) freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (Pb 20) auf einen 15-minütigen Störlichtpuls von 10^{1} lx. Der Aktivitätsverlauf ist im 5-min-Raster als Doppelplott dargestellt. Der Tag, an dem der Lichtpuls geboten wurde, ist mit einem Pfeil markiert. Der Zeitpunkt des Lichtpulses ist schraffiert. Zeitpunkt des Pulses: 15° der circadianen Aktivitätsperiodik, bezogen auf den Aktivitätsbeginn = 0° der Circadianperiode.

Delay-shifts durch Störlicht am Aktivitätsbeginn lassen sich aber nur bei den Tieren auslösen, deren Spontanperiode im LL von 10^{-1} lx unter 24 h liegt. Pb 20 und Pb 14, deren τ über bzw. bei 24 h liegt, zeigen nach Lichtpulsen, die den Aktivitätsbeginn treffen, keine Phasenverschiebungen, sondern reagieren mit einer Periodenverlängerung. Als Beispiel ist in Abb. 10 der Aktivitätsverlauf von Pb 20 vor und nach einem Lichtpuls auf die Phase 15° der Circadianperiode dargestellt. Nach dem Lichtpuls verlängert sich die Spontanperiode dieses Tieres von 24,1 h auf 24,4 h.

Die größten positiven Phasenverschiebungen werden durch Störlichtpulse auf 135-185° der Circadianperiode hervorgerufen. Je nach der Dauer der Aktivitätszeit sind das ungefähr 1-3 h vor Aktivitätsende. Aus dem in Abb. 11 dargestellten Versuchsverlauf geht hervor, daß die Vorverlagerung des Aktivitätsendes nach dem ersten eingezeichneten Puls (170° der Circadianperiode) mit +90 Circadianmin. sehr viel größer ist als die des Aktivitätsbeginns, die nur +30 Circadianmin. beträgt. Der zweite, bei 197° der Circadianperiode gesetzte Lichtpuls verschiebt den Aktivitätsrhythmus des Tieres nur noch um +30 bzw. +20 Circadianmin. nach vorne, während der dritte, kurz nach Beginn der Ruhephase gebotene Lichtpuls (228° der Circadianperiode) den Aktivitätsrhythmus nicht mehr verschiebt.

Pb 19 (Abb. 12) zeigt in diesem Versuch im LL zunächst keinen circadianen Aktivitätsrhythmus, die Aktivität des Tieres verteilt sich mehr oder weniger gleichmäßig über 24 h. Trotzdem wurde das Tier dem Versuchsprogramm unterworfen, wobei die Lichtpulse zu verschiedenen Tageszeiten gesetzt wurden. Nach dem dritten Lichtpuls, der dem ersten in Abb. 12 eingezeichneten Puls entspricht, zeigt die Aktivitätsverteilung erstmalig Schwerpunkte. 11 Tage nach dem zweiten eingezeichneten Lichtpuls ist ein stabiler circadianer Aktivitätsrhythmus zu erkennen, der mit einer Periodenlänge von ungefähr 23,5 h freiläuft. Nach dem dritten eingezeichneten Lichtpuls verschiebt sich die Phasenlage des Aktivitätsrhythmus nach hinten.

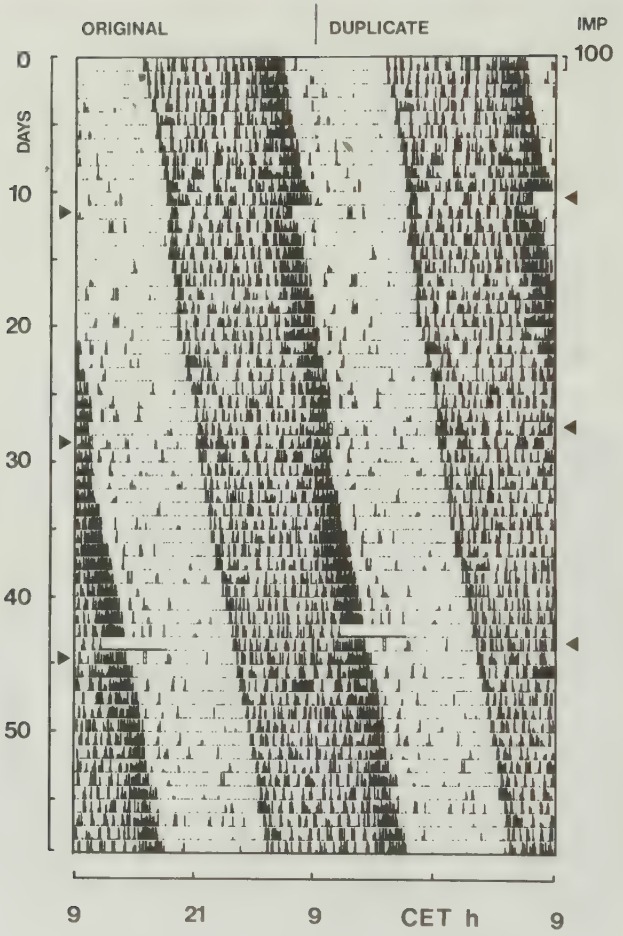


Abb. 11:

Reaktion der unter konstanten Beleuchtungsbedingungen ($LL=10^{-1}$ lx) freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von *Petaurus breviceps* (Pb 20) auf 15-minütige Störlichtpulse von 10^{1} lx. Der Aktivitätsverlauf ist im 5-min-Raster als Doppelplott dargestellt. Tage, an denen Lichtpulse geboten wurden, sind mit Pfeilen markiert. Der Zeitpunkt des Lichtpulses ist schraffiert. Puls 1: 170°, Puls 2: 197°, Puls 3: 228° der circadianen Aktivitätsperiodik, bezogen auf den Aktivitätsbeginn = 0° der Circadianperiode.

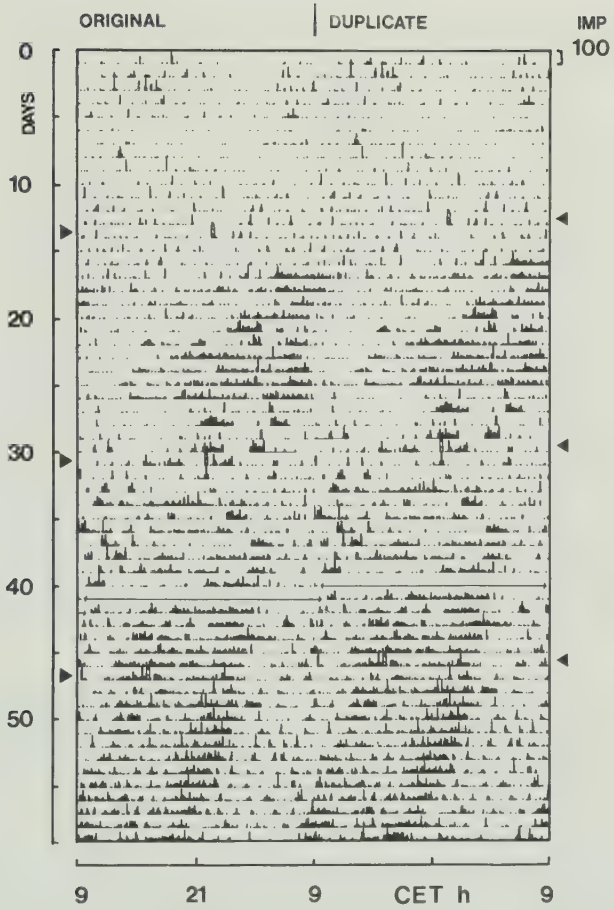


Abb. 12:

Reaktion der unter konstanten Beleuchtungsbedingungen (LL=10^{-1} lx) freilaufenden Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (Pb 19) auf 15-minütige Störlichtpulse von 10^{1} lx. Der Aktivitätsverlauf ist im 5-min-Raster als Doppelplott dargestellt. Tage, an denen Lichtpulse geboten wurden, sind mit Pfeilen markiert. Der Zeitpunkt des Lichtpulses ist schraffiert. Weitere Erläuterungen s. Text.

Abb. 13 faßt die Ergebnisse der Phasenresponse-Versuche mit denjenigen 4 P. breviceps-Versuchstieren zusammen, die während des gesamten Versuchsverlaufs einen stabilen Aktivitätsrhythmus zeigten. Bei allen Tieren ist die positive Phasenresponse des circadianen Aktivitätsrhythmus größer als die negative. Delay-shifts treten nur bei Individuen mit einer Periodenlänge von $\tau < 24$ h auf (o Pb 21, ▽Pb 23). Die delay-shifts sind beim Aktivitätsbeginn deutlicher ausgeprägt als beim Aktivitätsende. Umgekehrt sind die advance-shifts bei allen Tieren beim Aktivitätsende größer als beim Aktivitätsbeginn. Störlichtpulse in der circadianen Ruhephase bewirken keine Phasenverschiebungen des Aktivitätsrhythmus; auch Pulse in der Mitte der Aktivitätsphase verschieben den Aktivitätsrhythmus kaum oder nicht. Pb 14 und Pb 20 (◇ und □) reagieren auf Pulse, die den Aktivitätsbeginn treffen, nicht mit delay-shifts, sondern mit Periodenverlängerungen. Bei Pb 14 ist diese "Periodenresponse" insgesamt recht stark ausgeprägt: Ein Lichtpuls auf 120° der Circadianperiode verkürzt die Spontanperiode des Tieres um 0,4 h. Pb 21 und Pb 23 zeigen über einen weiten Bereich der circadianen Aktivitätsperiode v.a. Verkürzungen der Spontanperiode.

Die 3 D. byrnei-Versuchstiere zeigen während des gesamten Phasenresponse-Versuchs einen stark polyphasischen Aktivitätsverlauf ohne klar gegeneinander abgegrenzte Aktivitäts- und Ruhephasen. In den Aktivitätsaufzeichnungen ist zwar immer ein circadianperiodisch wiederkehrender Aktivitätsschwerpunkt zu erkennen, der insgesamt mit einer etwas von 24 h abweichenden Periodenlänge freiläuft, Anfang, Ende und Ausprägung dieses Schwerpunktes variieren jedoch von Tag zu Tag sehr stark. Auch bei den einzelnen Aktivitätsschüben ist von Tag zu Tag keine stabile Phasenlage zu erkennen. Wegen dieses sehr stark variierenden Aktivitätsmusters ist es nicht möglich, gegebenenfalls durch Lichtpulse induzierte Phasenverschiebungen des zentralen Schrittmachers am Aktivitätsverlauf zu erkennen. Lediglich geringe Periodenänderungen des circadianen Aktivitätsrhythmus nach Lichtpulsen sind nachzuweisen.
Abb. 14 zeigt einen Ausschnitt des Aktivitätsplotts aus dem Versuch mit Db 24. Der erste eingezeichnete Puls trifft die Phase 180° des circadianen Aktivitätsrhythmus (bezogen auf die Acrophase=0°),

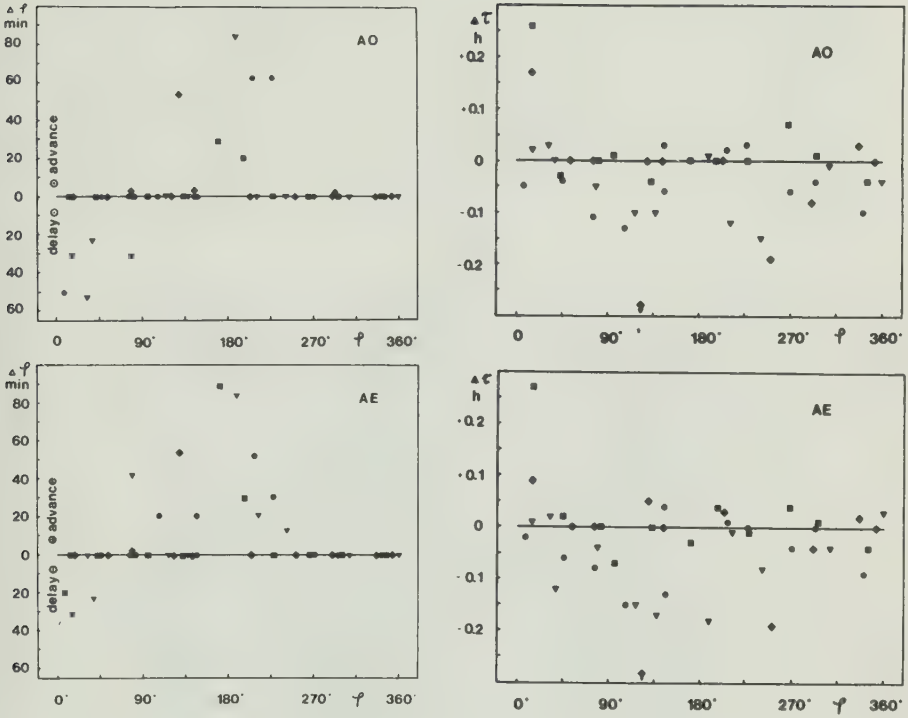


Abb. 13:

Abhängigkeit der Phasenresponse (Δφ links) und Periodenresponse (Δτ rechts) der circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (◇ Pb 14, □ Pb 20, ○ Pb 21, ▽ Pb 23) von der Phasenlage 15-minütiger Störlichtpulse von 10^{1} lx (0° der Circadianperiode = Aktivitätsbeginn).Rückverschiebungen des Aktivitätsrhythmus und Periodenverkürzungen sind jeweils nach unten, Vorverlagerungen und Periodenverlängerungen nach oben abgetragen. In den oberen Diagrammen ist die Reaktion des Aktivitätsbeginns, unten die des Aktivitätsendes dargestellt.

was ungefähr dem Ende des Aktivitätsschwerpunkts entspricht. Der Aktivitätsverlauf ändert sich nach dem Lichtpuls nicht. Der zweite, bei 229° des circadianen Aktivitätsrhythmus gesetzte Lichtpuls, trifft die zweite Hälfte der circadianen "Ruhephase" und bewirkt eine rechnerisch sowohl mittels Periodogramm-Analyse als auch mittels Cosinor-Analyse nachweisbare Verlängerung der Spontanperiode um 0,1 h von 24,0 auf 24,1 h, die auch optisch zu erkennen ist.

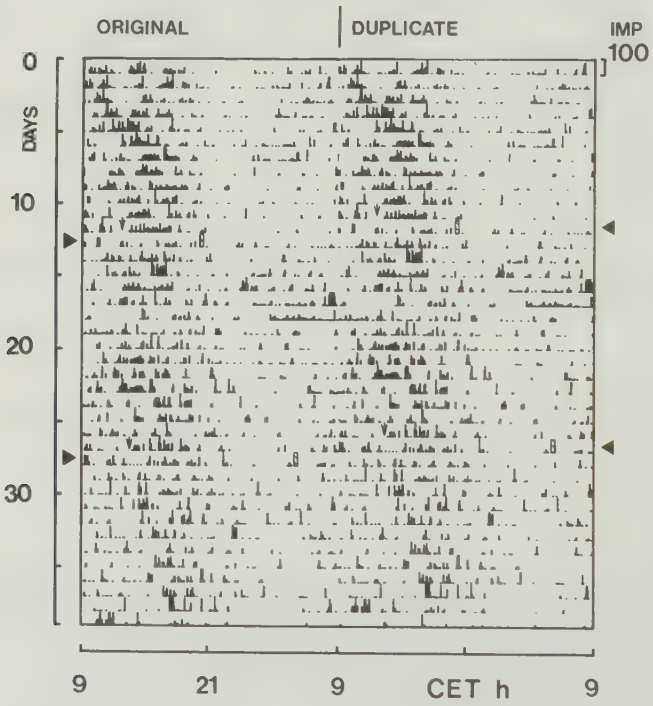


Abb. 14:

Reaktion der unter konstanten Beleuchtungsbedingungen ($LL=10^{-1}$ lx) freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Dasyuroides byrnei (Db 24) auf 15-minütige Störlichtpulse von 10^{1} lx. Der Aktivitätsverlauf ist im 5-min-Raster als Doppelplott dargestellt. Tage, an denen Lichtpulse geboten wurden, sind mit Pfeilen markiert. Der Zeitpunkt des Lichtpulses ist schraffiert. Puls 1: 180°, Puls 2: 229° der circadianen Aktivitätsperiodik , bezogen auf die durch Pfeile markierte Acrophase = 0° der Circadianperiode.

Ein Lichtpuls auf den Beginn des Aktivitätsschwerpunkts (Abb. 15, erster Puls auf 272° der circadianen Aktivitätsperiode) löst keine im Aktivitätsverlauf erkennbaren Phasenverschiebungen des circadianen Aktivitätsrhythmus aus. Das Gleiche gilt für den zweiten eingezeichneten Lichtpuls, der die Phase 8° des circadianen Aktivitätsrhythmus trifft, also ungefähr die Mitte des optisch erkennbaren Aktivitätsschwerpunkts.

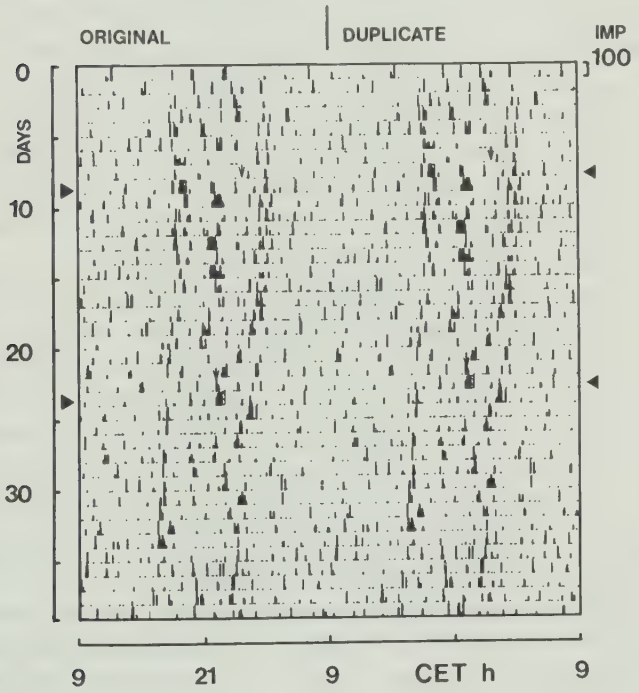


Abb. 15:

Reaktion der unter konstanten Beleuchtungsbedingungen ($LL=10^{-1}$ lx) freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Dasyuroides byrnei (Db 15) auf 15-minütige Störlichtpulse von 10^{1} lx. Der Aktivitätsverlauf ist im 5-min-Raster als Doppelplott dargestellt. Tage, an denen Lichtpulse geboten wurden, sind mit Pfeilen markiert. Der Zeitpunkt des Lichtpulses ist schraffiert. Puls 1: 272°, Puls 2: 8° der circadianen Aktivitätsperiodik, bezogen auf die durch Pfeile markierte Acrophase = 0° der Circadianperiode.

Nach keinem der 29 insgesamt bei D. byrnei applizierten Lichtpulse traten Phasenverschiebungen des circadianen Aktivitätsrhythmus auf. In 3 Fällen wurden eindeutig rechnerisch nachweisbare und auch optisch im Aktivitätsverlauf erkennbare Periodenänderungen registriert.

Auch die Reaktion der circadianen Aktivitätsperiodik von M. domestica auf kurze Störlichtpulse kann nicht in der für andere Säugerarten beschriebenen Weise interpretiert werden. Abb. 16 zeigt einen größeren Ausschnitt aus den Plotts der bei Md Al registrierten Originalwerte. Die circadiane Aktivitätsphase des Tieres kann lange Zeit klar gegen die Ruhephase abgegrenzt werden. Das für den LD 12:12 charakteristische Aktivitätsmuster bleibt bei diesem Tier auch unter konstanten Beleuchtungsbedingungen ($LL=10^{-3}$ lx) erhalten. Die circadiane Aktivitätsperiodik läuft mit einer unter 24 h gelegenen Periodenlänge frei (τ = 23.8 h vor Applikation des ersten Pulses). Bezogen auf den Aktivitätsbeginn = 0° treffen die ersten 4 Lichtpulse nacheinander die Phasen 0°, 45°, 68° und 113° der circadianen Aktivitätsperiode. Lediglich der zweite Lichtpuls führt zu einer Phasenresponse in Form einer Rückverschiebung des Aktivitätsrhythmus um ca. 40 Circadianmin.. Nach dem Puls bei 113° wird das Tier dann in zunehmendem Maße auch während der circadianen "Ruhephase" aktiv. Erst nach dem 16 Tage später bei 144° applizierten fünften Lichtpuls tritt die circadiane Komponente des Aktivitätsverlaufs wieder deutlicher hervor. Die zwischenzeitlich erfolgte Vorverlagerung der Aktivitätsphase läßt erkennen, daß die Spontanperiode trotz Daueraktivität beibehalten wurde. Nach dem sechsten Lichtpuls bei 177° wird das Tier wieder in zunehmendem Maß daueraktiv. Schließlich verschwindet die circadiane Komponente im Aktivitätsverlauf ganz.

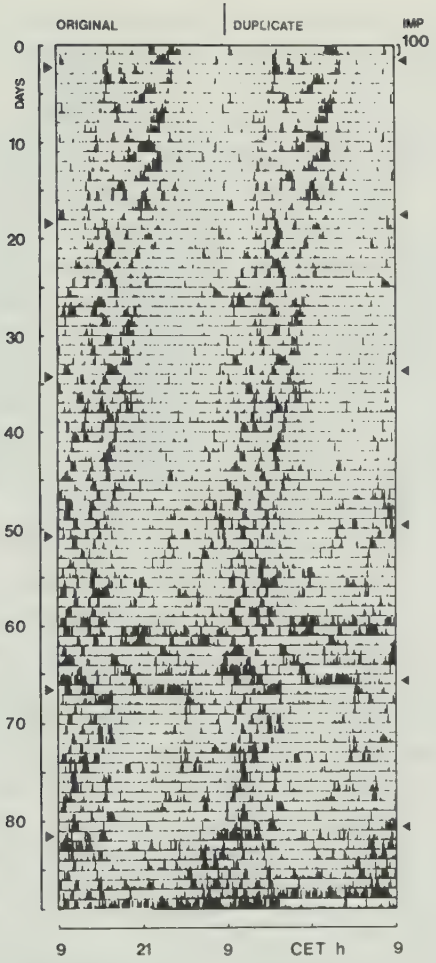


Abb. 16:

Reaktion der unter konstanten Beleuchtungsbedingungen ($LL=10^{-3}$ lx) freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Monodelphis domestica (Md A1) auf 15-minütige Störlichtpulse von 10^{+} lx. Der Aktivitätsverlauf ist im 5-min-Raster als Doppelplott dargestellt. Tage, an denen Lichtpulse geboten wurden, sind mit Pfeilen markiert. Der Zeitpunkt des Lichtpulses ist schraffiert. Puls 1: 0°, Puls 2: 45°, Puls 3: 68°, Puls 4: 113°, Puls 5: 144°, Puls 6: 177° der circadianen Aktivitätsperiodik, bezogen auf den Aktivitätsbeginn = 0° der Circadianperiode.

3.3.1.2 ZEITGEBERWIRKSAMKEIT EINES LICHT-DUNKEL-WECHSELS MIT EXTREM VERKÜRZTER PHOTOPERIODE BEI PETAURUS BREVICEPS

Nach dem Modell einer Synchronisation durch nicht-parametrische Lichtwirkung (Pittendrigh 1960, Pittendrigh und Daan 1976b) ist zu erwarten, daß auch LD-Zyklen mit extrem verkürzter Lichtzeit noch zeitgeberwirksam sein können, wenn die durch die kurze Lichtzeit ausgelösten Phasenverschiebungen des Aktivitätsrhythmus groß genug sind, um die Differenz zwischen der endogenen und der Zeitgeberperiode auszugleichen. Tatsächlich wird der Aktivitätsrhythmus der von ihnen untersuchten Arten Peromyscus leucopus und Mesocricetus auratus durch einen 24-stündigen LD-Wechsel mit einer Lichtzeit von nur 15 min synchronisiert. Bei anderen Arten soll sogar ein Störlichtpuls von nur einer sec/Tag ausreichen, um den Aktivitätsrhythmus auf 24 h zu synchronisieren: Glaucomys volans (DeCoursey 1972, Saimiri sciureus (Sulzman und Fuller 1982). Die Phasenlage, die der Aktivitätsrhythmus zur Lichtzeit einnimmt, hängt dabei jeweils ab von der endogenen Periodenlänge τ und dem Phasenresponse-Verhalten. Bei Individuen, deren τ länger ist als 24 h und bei deren Phasenresponsekurve der advance-Anteil überwiegt, ist die Phasenlage des synchronisierten Aktivitätsrhythmus so, daß jeweils das Aktivitätsende von der kurzen Lichtphase getroffen wird. Bei Individuen mit einer endogenen Periodenlänge kleiner als 24 h, bei denen in der Phasenresponse-Kurve der delay-Anteil überwiegt, ist dagegen der Aktivitätsbeginn an den Lichtpuls gekoppelt (Pittendrigh und Daan 1976b).

Nachdem die Phasenresponse-Versuche bei P. breviceps gezeigt hatten, daß die Reaktion seines endogenen Aktivitätsrhythmus auf Störlichtpulse in manchen Punkten von dem bei anderen Säugerarten gefundenen Verhalten abweicht, wurde überprüft, ob sich bei dieser Art auch die Reaktion auf LD-Zyklen mit sehr kurzer Lichtzeit von dem für andere Arten beschriebenen Verhalten unterscheidet. Dazu wurden die im Anschluß an die Phasenresponse-Versuche im LL von 10^{-1} lx gehaltenen Tiere 34 Tage lang einem Licht-Dunkel-Wechsel von 0,25 h Licht von 10^{1} lx und 23,75 h Dunkelheit von 10^{-1} lx ausgesetzt.

Abb. 17 zeigt den Aktivitätsverlauf von Pb 14 (links) und Pb 23

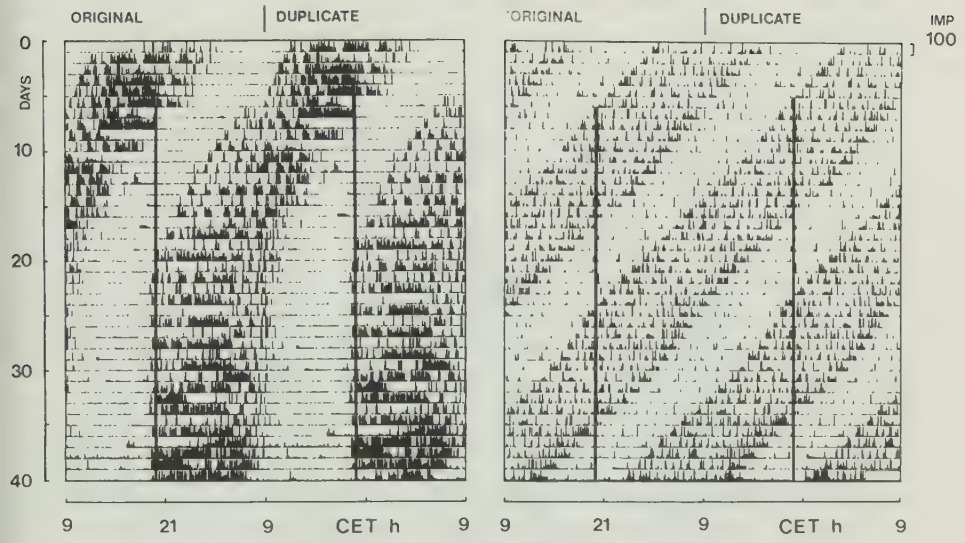


Abb. 17:

Reaktion der im LL von 10^{-1} lx freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (Pb 14 links, Pb 23 rechts) auf einen 24-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel mit extrem verkürzter Lichtzeit (LD 0,25:23,75; 10^{1}:10^{-1} lx). Der Aktivitätsverlauf ist als Doppelplott im 5-min-Raster dargestellt. Die senkrechten schwarzen Balken markieren die Lichtzeit.

(rechts) während dieses Versuchs. Die Aktivitätsperiodik von Pb 14, dessen ursprünglich ca. 24-stündige Spontanperiode sich im Laufe des Phasenresponse-Versuchs auf 23,5 h verkürzt hatte, reagiert auf die erste Lichtphase des LD-Zyklus, welche die Phase 155° der Aktivitätsperiodik trifft, mit einem Phasensprung nach vorne. Während der folgenden 14 Versuchstage trifft die Lichtphase nacheinander verschiedene Phasen der circadianen Ruhezeit des Tieres. Seine endogene Periodenlänge scheint sich daraufhin zunächst etwas zu verkürzen, verlängert sich dann aber umso mehr, je kürzer der Abstand zwischen Aktivitätsbeginn und Lichtphase wird. Ab dem zwanzigsten Versuchstag ist der Aktivitätsbeginn mit der Lichtphase synchronisiert. Das Aktivitätsende verschiebt sich jedoch auch

an den folgenden Tagen noch etwas nach vorne. Bei Pb 23 (Abb. 17, rechts) trifft die erste Lichtphase den Aktivitätsbeginn des mit einer Periodenlänge von 22,7 h freilaufenden Circadianrhythmus. Während der nachfolgenden Versuchstage verlagert sich der Aktivitätsrhythmus etwas langsamer nach vorne als in dem Versuchsabschnitt im LL. Am neunten Tag des LDs trifft die Lichtphase die Phase 165° des Aktivitätsrhythmus (ca. 10,5 h nach Aktivitätsbeginn) und induziert eine deutliche Vorverlagerung des Aktivitätsendes. Im weiteren Versuchsverlauf werden nochmals sämtliche Phasen des freilaufenden Aktivitätsrhythmus von der Lichtphase getroffen, und das beschriebene Verhalten, das dem Erscheinungsbild der relativen Koordination entspricht, wiederholt sich. Die Aktivitätsrhythmen der beiden anderen Versuchstiere, deren Spontanperioden im LL von 10^{-1} lx ebenfalls kürzer sind als 24 h (Pb 19, Pb 21), zeigen in diesem Versuch das gleiche Verhalten wie Pb 23. Auch ihr Aktivitätsrhythmus wird durch den LD 0,25:23,75 nicht synchronisiert.

Abb. 18 gibt den Aktivitätsverlauf von Pb 20 im LD 0,25:23,75 wieder. Die Aktivitätsperiodik des Tieres hat zunächst eine Periodenlänge von 24,2 h. Dadurch fällt der Lichtpuls auf zunehmend frühere Phasen des Aktivitätsrhythmus und trifft schließlich den Aktivitätsbeginn. Dabei kommt es zu einer zunehmenden Periodenverlängerung (τ = 24,4 h, Tag 10-20). Ab dem zwanzigsten Versuchstag läuft der Aktivitätsrhythmus mit einer Periodenlänge von 24,3 h frei. Wegen des bei einer Störung der Beleuchtungsanlage entstandenen langen Lichtpulses (ca. 5 h), der die vordere Hälfte der Aktivitätsphase des Tieres trifft (Abb. 17, Tag 41, schraffierter Bereich), mußte der Versuch nach 34 LD-Zyklen abgebrochen werden. Zu diesem Zeitpunkt trifft die Lichtphase den Aktivitätsrhythmus von Pb 20 in der circadianen Ruhezeit. Möglicherweise wäre der Aktivitätsrhythmus dieses Tieres durch den LD synchronisiert worden, wenn die Lichtphase schließlich das Aktivitätsende getroffen hätte, wo Pb 20 im Phasenresponse-Versuch deutliche advance-shifts gezeigt hatte. Im Gegensatz zu kurzen Lichtpulsen induziert der lange Störlichtpuls auf den vorderen Teil der Aktivitätsphase eine negative Phasenverschiebung des Aktivitätsrhythmus von ca. 1 h.

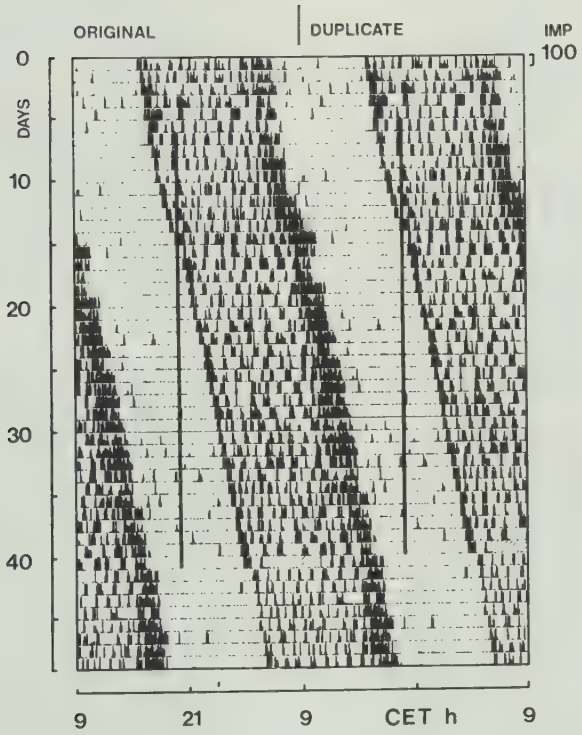


Abb. 18:

Reaktion der im LL von 10^{-1} lx freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (Pb 20) auf einen 24-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel mit extrem verkürzter Lichtzeit (LD 0,25:23,75; 10^{1}:10^{-1} lx). Der Aktivitätsverlauf ist als Doppelplott im 5-min-Raster dargestellt. Die senkrechten schwarzen Balken markieren die Lichtzeit. Aufgrund einer Störung erhielt das Tier am 41. Versuchstag einen ca. 5-stündigen Störlichtpuls von 10^{1} lx. Diese Lichtzeit ist schraffiert. Anschließend wurde konstantes Licht von 10^{-1} lx geboten.

3.3.2 EINFLUSS DER DAUER DER LICHTZEIT AUF SYNCHRONISATION UND RESYNCHRONISATION DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK

3.3.2.1 RESYNCHRONISATION NACH PHASENVERSCHIEBUNGEN VON 24-STÜNDIGEN LD-ZYKLEN MIT VERSCHIEDENEN LICHTZEITEN

Wirkt ein Licht-Dunkel-Wechsel als Zeitgeber synchronisierend auf den endogenen Aktivitätsrhythmus, so kann sich die Circadianperiodik an plötzliche Phasenverschiebungen des Beleuchtungswechsels anpassen und nimmt nach einer interspezifisch unterschiedlichen Anzahl von Übergangszyklen (Resynchronisationszeit) meist wieder die gleiche Phasenbeziehung zum Licht-Dunkel-Wechsel ein wie vorher. Bei abrupten Zeitgeberverschiebungen um mehrere Stunden wird die Aktivitätsphase durch langdauerndes "Störlicht" getroffen. Aus der Reaktion des Aktivitätsrhythmus auf solche langen "Lichtpulse" sollten sich Anhaltspunkte ergeben können über die Bedeutung der Lichtdauer für die Synchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik mit dem Beleuchtungswechsel. Nehmen die Versuchstiere aufgrund unterschiedlicher endogener Periodenlängen in LD-Zyklen mit verschieden langen Lichtzeiten unterschiedliche Phasenbeziehungen zum Licht-Dunkel-Wechsel ein, so werden bei gleicher zeitlicher Verschiebung des Licht-Dunkel-Wechsels jeweils verschieden lange Teile der Aktivitätsphase von Licht getroffen. Um zu überprüfen, ob sich dies auf die Resynchronisationsgeschwindigkeit der circadianen Aktivitätsperiodik von P. breviceps und D. byrnei auswirkt, wurde das Resynchronisationsverhalten nach 8-stündigen Vorverlagerungen und Rückverschiebungen eines LD 12:12 und eines LD 8:16 untersucht.

Bei P. breviceps hängt die Resynchronisationszeit bei beiden Licht-Dunkel-Zyklen von der Richtung der Zeitgeberverschiebung ab (Asymmetrie- oder Richtungseffekt, Aschoff et al. 1975, Erkert 1981). Pb 21 (Abb. 19) braucht nach der Rückverschiebung des LD 12:12 rund 7 Tage und nach der Vorverlagerung 13 Tage, bis der Aktivitätsrhythmus wieder mit dem LD synchronisiert ist. An die Rückverschiebung des LD 8:16 paßt sich das Tier genauso schnell an wie an die Rückverschiebung des LD 12:12. Nach der Vorverlagerung des LD 8:16

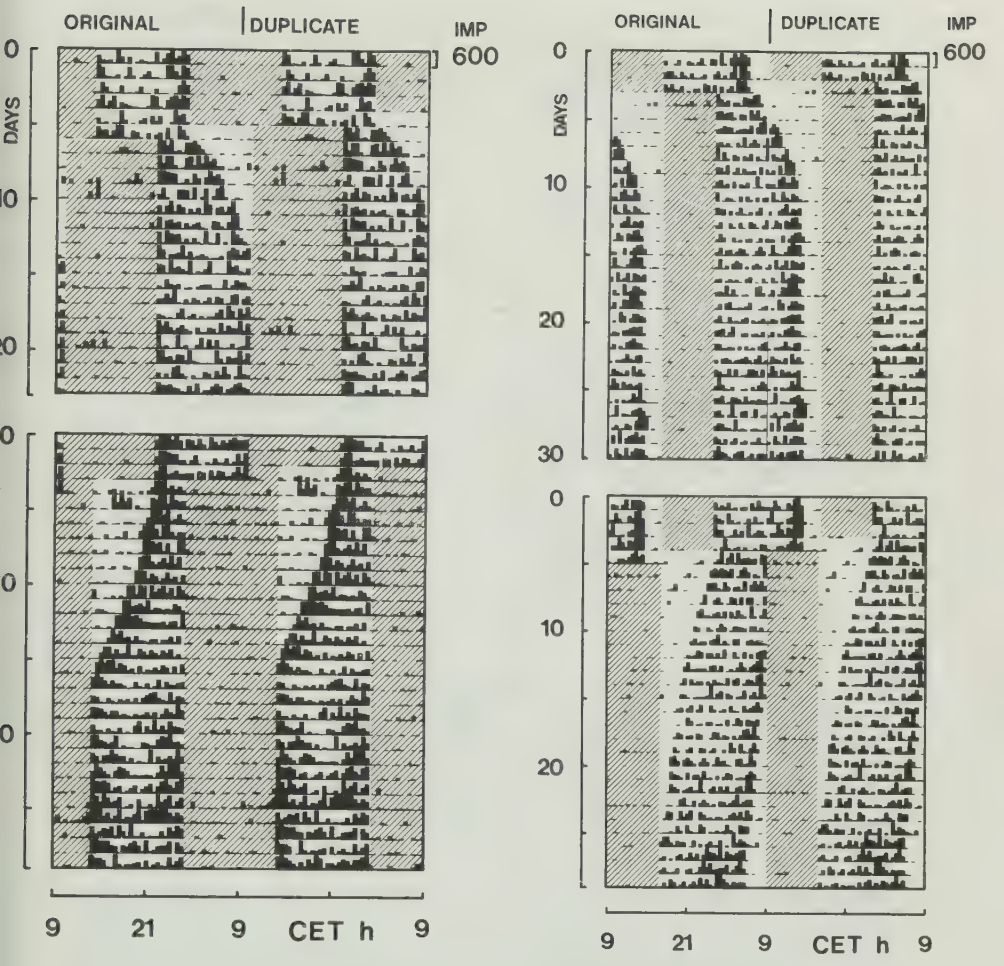


Abb. 19:

Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (Pb 21) nach 8-stündiger Phasenverschiebung eines LD 12:12 (links) bzw. LD 8:16 (rechts) von 10^{1}:10^{-1} lx. Die oberen Diagramme geben den Aktivitätsverlauf nach der Rückverschiebung, die unteren nach der Vorverlagerung des Zeitgebers als Doppelplott im 30-min-Raster wieder. Die Lichtzeit ist schraffiert.

verläuft die Resynchronisation dagegen wesentlich langsamer als nach der Vorverlagerung des LD 12:12. Dieses Verhalten könnte damit zusammenhängen, daß in beiden Fällen unterschiedliche Bereiche der Aktivitätsphase verschieden lang von Licht getroffen werden. Im LD 8:16 beginnt Pb 21 (Abb. 19) seine Aktivitätsphase mit dem Beginn der Dunkelzeit, beendet sie aber 3 h vor Ende der D-zeit. Deshalb wird bei der Rückverschiebung des LD 8:16 fast der gleiche Anteil der Aktivitätsphase von Licht getroffen wie bei der Rückverschiebung des LD 12:12. Bei der Vorverlagerung des LD 8:16 ist dagegen der Anteil der Aktivitätsphase, der von Licht getroffen wird, wesentlich kleiner als bei der Vorverlagerung des LD 12:12. In Abb. 20 ist für alle 4 Versuchstiere das über die letzten 5 Versuchstage vor der jeweiligen Zeitgeberverschiebung gemittelte Aktivitätsmuster im LD 8:16 aufgetragen. Darunter ist in Balkenform die Phasenlage des verschobenen Lichtwechsels dargestellt. Es wird deutlich, daß bei Pb 23 und 21 durch die Rückverschiebung des LD 8:16 der gleiche Bereich der Aktivitätsphase von Licht getroffen wird wie durch die Rückverschiebung des LD 12:12, nämlich die ersten beiden Drittel. Aus Tabelle 3, in der die ermittelten Resynchronisationszeiten zusammengefaßt sind, geht hervor, daß die Resynchronisationsdauer in beiden Fällen nahezu gleich ist. Bei der Vorverlagerung des LD 8:16 wird nur das letzte Drittel der Aktivitätsphase von Licht getroffen, bei der Vorverlagerung des LD 12:12, in dem sich die Aktivitätsphase über die gesamte D-zeit erstreckt , dagegen die letzten b e i d e n Drittel. Pb 23 und Pb 21 brauchen für die Anpassung an die Vorverlagerung des LD 8:16 länger als für die Anpassung an die Vorverlagerung des LD 12:12. Pb 20, dessen Spontanperiode größer ist als 24 h, wird im LD 8:16 erst ca. 3 h nach Beginn der Dunkelzeit aktiv. Hier wird durch die Rückverschiebung des LD 8:16 ein geringerer Anteil der Aktivitätsphase von Licht getroffen als durch die Rückverschiebung des LD 12:12. Dabei ist die Resynchronisationszeit dann nach der Rückverschiebung des LD 8:16 länger als nach der Rückverschiebung des LD 12:12 (s. Tab. 3). Bei Pb 14 sind die Resynchronisationszeiten nach den beiden Verschiebungen des LD 12:12 gleich. Jedoch scheint sich das Tier an die Vorverlagerung des LD 12:12 nicht durch eine Vorverlagerung des Aktivitätsrhythmus anzupassen, sondern mehrere

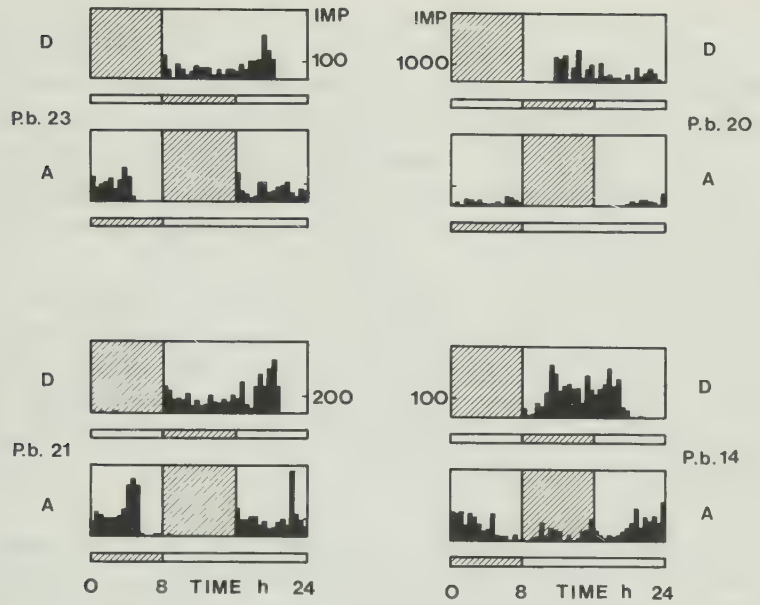


Abb. 20:

Zeitliche Beziehung der Phasenlage des um 8 h rückverschobenen (D) bzw. vorverlagerten (A) Zeitgeber-LD 8:16 (10^{1}:10^{-1} lx) zum jeweiligen Durchschnittsaktogramm (n = 5 Tage) von 4 Petaurus breviceps vor der Zeitgeberverschiebung. Die schraffierten Flächen der unter den Halbstundenwert-Aktogrammen eingezeichneten Balken kennzeichnen jeweils die verschobene Lichtzeit. Weitere Erklärungen s. Text.

Tab. 3:

Resynchronisationszeit (in Tagen) der circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps nach 8-stündigen Rückverschiebungen (D) und Vorverlagerungen (A) eines LD 12:12 (links) und eines LD 8:16 (rechts) von jeweils 10^{1}:10^{-1} lx. *: antidrome Resynchronisation

	LD 12:12		LD 8:16	
VT	A, $\triangle\Phi$ +8 h	D, $\triangle\Phi$ -8 h	A, $\triangle\Phi$ +8 h	D, $\triangle\Phi$ -8 h
Pb 14	9*	9	13	7
Pb 20	15	5	21	16
Pb 21	13	7	21	7
Pb 23	9	6	13	7

Tage lang durch eine Rückverschiebung, gefolgt von einem plötzlichen großen Phasensprung, dessen Richtung aus dem Aktivitätsverlauf nicht eindeutig hervorgeht (vgl. Abb. 21). Ein solches Verhalten kann als antidrome Resynchronisation bezeichnet werden (Klein et al. 1977). Im LD 8:16 wird durch die Rückverschiebung ein größerer Anteil der Aktivitätsphase von Licht getroffen als durch die Vorverlagerung. Die Resynchronisationszeit ist nach der Rückverschiebung des Zeitgebers geringer.
Bei P. breviceps bewirkt also Licht während der ersten beiden Drittel der Aktivitätsphase eine schnellere Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik als Licht während der letzten beiden Drittel. Darüberhinaus scheint die Resynchronisationszeit davon abzuhängen, wie lang bestimmte Anteile der Aktivitätsphase von Licht getroffen werden.

Nicht nur die Resynchronisationszeit, sondern auch der Resynchronisationsverlauf hängt davon ab, wie lang bestimmte Teile der Aktivitätsphase von Licht getroffen werden. Aus Abb. 21 geht hervor, daß die Tiere, bei denen durch den nach hinten verschobenen Zeitgeber die ersten beiden Drittel der Aktivitätsphase von Licht getroffen werden, zunächst mit sehr starken Rückverschiebungen des Aktivitätsrhythmus reagieren (Pb 14, 20, 21, 23 im LD 12:12 und Pb 14, 21, 23 im LD 8:16). Dadurch wird der Anteil der von Licht getroffenen Aktivitätsphase zunehmend kleiner und die Resynchronisationsgeschwindigkeit nimmt ab. Nach der Vorverlagerung des LD 12:12 verlagert sich der Aktivitätsbeginn dagegen zunächst nur wenig nach vorne (bei Pb 14 sogar nach hinten). Später nimmt die Resynchronisationsgeschwindigkeit zu. Bei der Vorverlagerung des LD 8:16 ist die Resynchronisationsgeschwindigkeit bei denjenigen Tieren, bei denen nur das letzte Drittel der Aktivitätsphase von Licht getroffen wird, zu Beginn der Resynchronsiationsphase höher als gegen Ende. Pb 20 dagegen zeigt nach der Vorverlagerung des LD 8:16 zunächst einen ähnlichen Resynchronisationsverlauf wie nach der Vorverlagerung des LD 12:12. Erst im letzten Abschnitt der Resynchronisationsphase verlangsamt sich die Resynchronisationsgeschwindigkeit wieder.

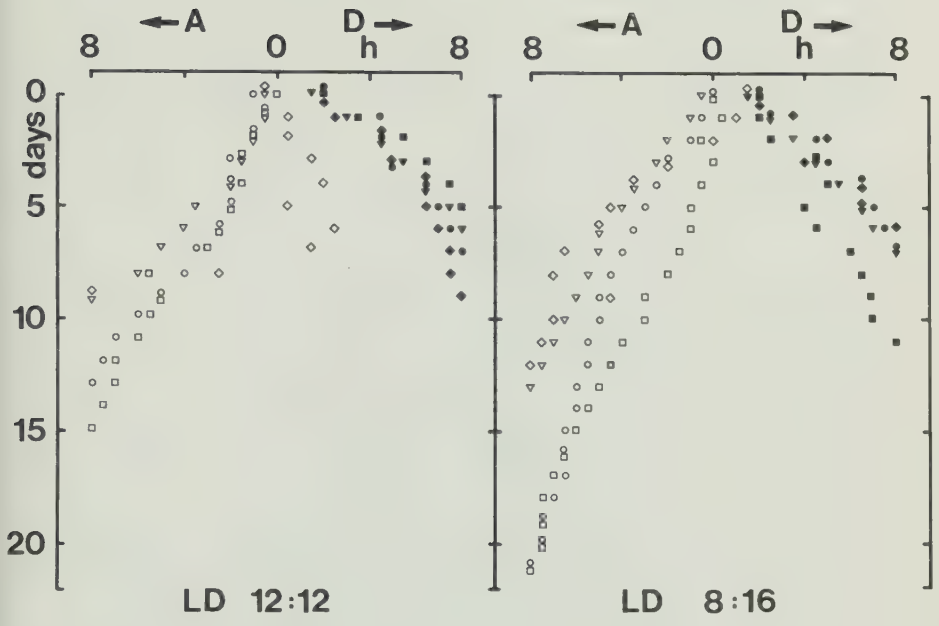


Abb. 21:

Resynchronisationsverlauf der circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (◇ Pb 14, ▫ Pb 20, ○ Pb 21, ▽ Pb 23) nach 8-stündigen Rückverschiebungen (D) und Vorverlagerungen (A) eines LD 12:12 (links) und eines LD 8:16 (rechts) von 10^{1} :10^{-1} lx. Wegen der starken negativen Maskierung der Aktivitätsentfaltung durch den verschobenen Lichtwechsel (s. Text) ist der Resynchronisationsverlauf nach der Rückverschiebung der LD-Zyklen anhand der Reaktion des Aktivitätsendes (ausgefüllte Symbole) dargestellt, nach der Vorverlagerung anhand der Reaktion des Aktivitätsbeginns (offene Symbole).

Nach der Rückverschiebung des Beleuchtungswechsels setzt die Aktivitätsentfaltung unmittelbar nach der Zeitgeberverschiebung erst mit Beginn der D-zeit ein (vgl. z.B. Abb. 19). Deshalb läßt sich der Resynchronisationsverlauf nur anhand der Verschiebungen des Aktivitätsendes verfolgen. Bei der Vorverlagerung des Beleuchtungswechsels ist es umgekehrt. Hier verlagert sich der Aktivitätsanfang allmählich nach vorne, während nach Beginn der L-zeit kaum noch Aktivität auftritt. Stephan et al. (1982) beschreiben ein ähnliches Verhalten beim Hamster und vermuten, daß ein solcher Resynchronisationsverlauf durch eine Komprimierung der Aktivitätsphase ("α-compression") zustande kommt. Das Phänomen könnte jedoch auch dadurch entstehen, daß die L-Beleuchtungsstärke den Aktivitätsverlauf maskiert (vgl. Kap. 3.1.3).

Um Hinweise darauf zu erhalten, ob die Aktivitätsentfaltung bei P. breviceps durch den verschobenen Beleuchtungswechsel tatsächlich maskiert wird, wurde bei Pb 20 bei der Vorverlagerung des LD 12:12 auch die Körpertemperatur registriert. Aus Abb. 22 geht hervor, daß der Tagesrhythmus der Körpertemperatur zu Beginn der circadianen Aktivitätsphase das gleiche Resynchronisationsverhalten zeigt wie der Aktivitätsrhythmus. In der vorverlagerten D-zeit steigt die Körpertemperatur erst kurz bevor das Tier aktiv wird an. Nach dem Beginn der L-zeit bleibt sie, obwohl das Tier nicht mehr "aktiv" ist, zunächst auf einem gegenüber den Ruhewerten deutlich erhöhten Niveau. Der Abfall auf Ruhewerte erfolgt ungefähr zu dem Zeitpunkt, an dem das Aktivitätsende vor der Zeitgeberverschiebung lag und verlagert sich in gleicher Weise nach vorne wie der tägliche Anstieg der Körpertemperatur bzw. der Aktivitätsbeginn. Demnach wird die circadiane Aktivitätszeit von P. breviceps also während der Resynchronisation nicht etwa verkürzt, sondern die Aktivitätsentfaltung wird durch den verschobenen Beleuchtungswechsel lediglich maskiert.

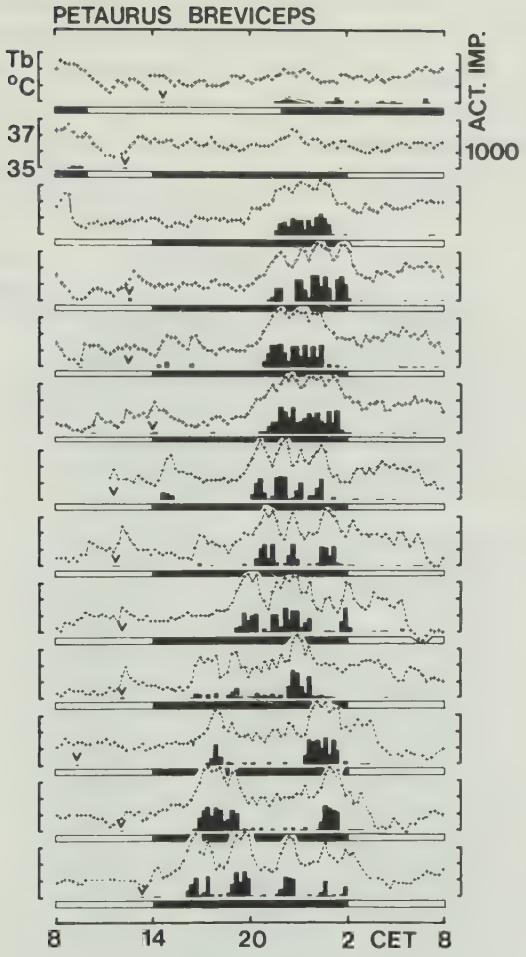


Abb. 22:

Resynchronisationsverlauf der Circadianperiodik von Aktivität (Histogramme) und Körpertemperatur (Kreuze) eines Petaurus breviceps (Pb_1 20) nach einer 8-stündigen Vorverlagerung eines LD 12:12 (10^1:10^{-1} lx). Die Lichtzeiten sind durch offene Balken, die Dunkelzeiten durch ausgefüllte Balken gekennzeichnet. Die Fütterungszeiten sind durch Pfeile markiert. Aktivität und Körpertemperatur sind im 15-min-Raster eingezeichnet.

Auch bei D. byrnei tritt bei der Resynchronisation nach Phasenverschiebungen des Zeitgebers ein starker Asymmetrieeffekt auf. In beiden LD-Zyklen resynchronisieren die Versuchstiere nach der Rückverschiebung schneller als nach der Vorverlagerung. Dabei sind sowohl die Resynchronisationszeit als auch der Resynchronisationsverlauf interindividuell sehr verschieden. In den Abbildungen 23 und

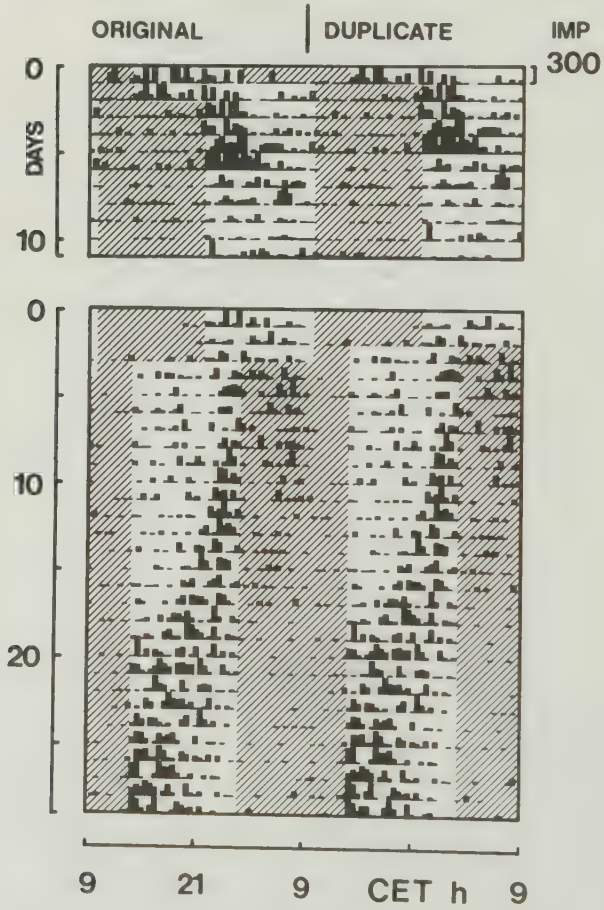


Abb. 23:

Orthodrome Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik von Dasyuroides byrnei (Db 21) nach einer 8-stündigen Rückverschiebung (oben) und Vorverlagerung (unten) eines LD 12:12 (10^{1}:10^{-1} lx). Der Aktivitätsverlauf ist als Doppelplott im 30-min-Raster dargestellt. Die Lichtzeit ist schraffiert.

24 ist der Resynchronisationsverlauf der Aktivitätsperiodik von Db 21 und Db 24 nach den Verschiebungen des LD 12:12 dargestellt. Db 21 paßt sich der Rückverschiebung des Zeitgebers wesentlich schneller an als der Vorverlagerung, bei der die Aktivitätsperiodik erst nach 16 Tagen wieder mit dem Lichtwechsel synchronisiert ist. Das Ende des circadianen Aktivitätsschwerpunktes erreicht seine ursprüngliche Phasenlage zum Lichtwechsel sogar noch später.

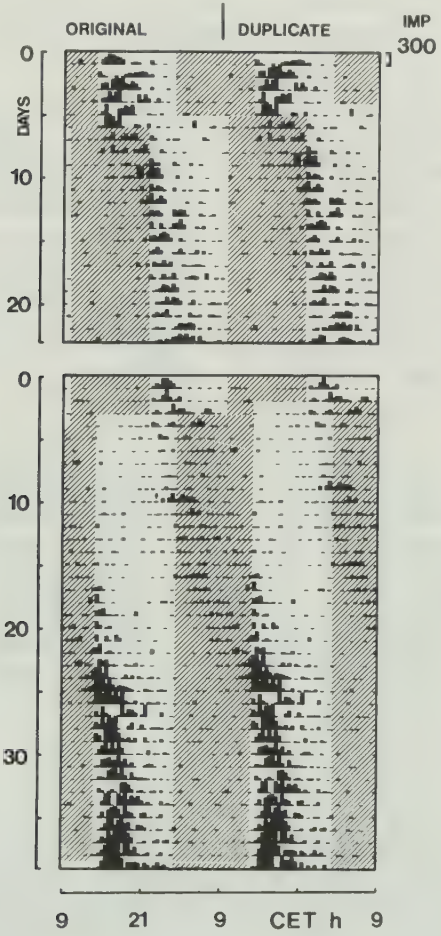


Abb. 24:

Orthodrome und antidrome Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik von Dasyuroides byrnei (Db 24) nach einer 8-stündigen Rückverschiebung (oben) und Vorverlagerung (unten) eines LD 12:12 (10^{1}:10^{-1} lx). Der Aktivitätsverlauf ist als Doppelplott im 30-min-Raster dargestellt. Die Lichtzeit ist schraffiert.

Db 24 braucht für die Anpassung an die Rückverschiebung des LDs länger als Db 21. Nach der Vorverlagerung verschiebt sich seine Aktivitätsphase antidrom entgegen der Richtung der Zeitgeberverschiebung. Nach der Vorverlagerung des LD 8:16 resynchronisiert die Aktivitätsperiodik von Db 24 ebenfalls antidrom. Der Aktivitätsrhythmus von Db 15, der nach der Vorverlagerung des LD 12:12

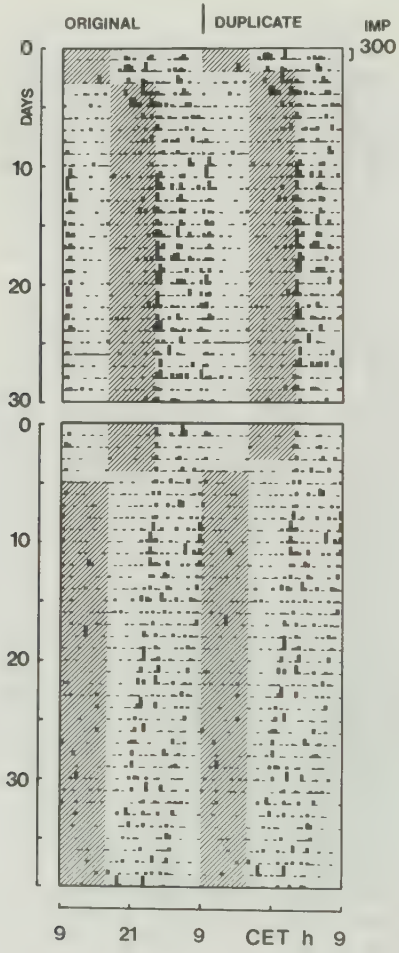


Abb. 25:

Orthodrome Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik von Dasyuroides byrnei (Db 15) nach einer 8-stündigen Rückverschiebung (oben) und Vorverlagerung (unten) eines LD 8:16 (10^{1}:10^{-1} lx). Der Aktivitätsverlauf ist als Doppelplott im 30-min-Raster dargestellt. Die Lichtzeit ist schraffiert.

auch antidrom resynchronisiert, paßt sich an die Vorverlagerung des LD 8:16 orthodrom durch eine Periodenverlängerung an (Abb. 25). Eine ähnliche Korrelation zwischen dem Resynchronisationsverhalten und der Dauer und Phasenlage von Störlicht während der Aktivitätszeit, wie sie bei P. breviceps vorgenommen wurde, wird bei D. byrnei dadurch erschwert, daß Beginn und Ende seiner circadianen Aktivitätsphase oft nicht eindeutig gegen die Ruhephase abgegrenzt sind. Dennoch geht aus Abb. 26 hervor, daß im LD 8:16 der größte Teil der Aktivitätsphase in der ersten Hälfte der D-zeit liegt.

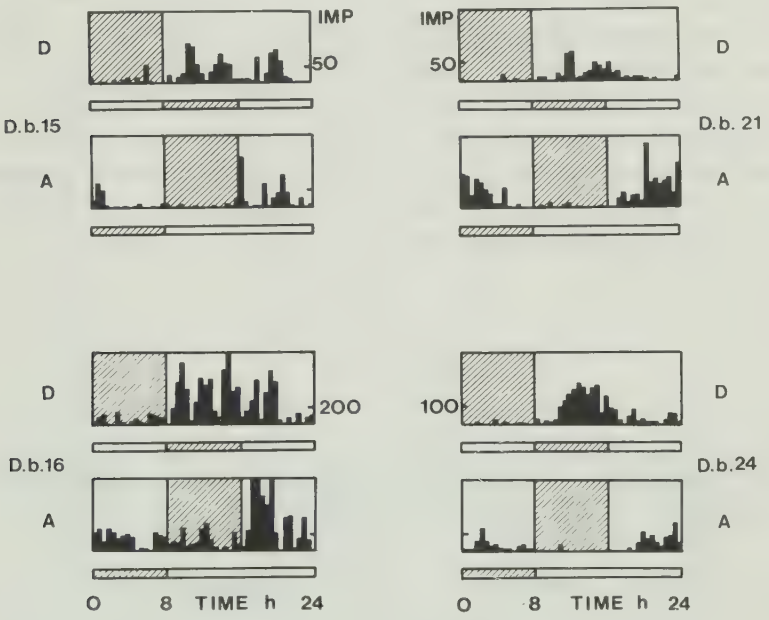


Abb. 26:

Zeitliche Beziehung der Phasenlage des um 8 h rückverschobenen (D) bzw. vorverlagerten (A) Zeitgeber-LD 8:16 (10^{1}:10^{-1} lx) zum jeweiligen Durchschnittsaktogramm (n = 5 Tage) von 4 Dasyuroides byrnei vor der Zeitgeberverschiebung. Die schraffierten Flächen der unter den Halbstundwert-Aktogrammen eingezeichneten Balken kennzeichnen jeweils die verschobene Lichtzeit. Weitere Erklärungen s. Text.

Durch die Rückverschiebung dieses Beleuchtungswechsels werden deshalb ungefähr die gleichen Anteile der Aktivitätsphase von Licht getroffen wie bei der Rückverschiebung des LD 12:12. In beiden Fällen sind die Resynchronisationszeiten (Tabelle 4) der 4 Versuchstiere ungefähr gleich. Durch die Vorverlagerung des LD 8:16 wird dagegen ein geringerer Teil der Aktivitätszeit von Licht getroffen als durch die Vorverlagerung des LD 12:12. Bei Db 15 und Db 16 scheint dies die Resynchronisation zu erleichtern, denn die Tiere passen sich, wenngleich sehr langsam, orthodrom an die Zeitgeberverschiebung an. Nach der Vorverlagerung des LD 12:12 dagegen zeigen beide Tiere ein polyphasisches Aktivitätsmuster, das nur bei Db 15 noch eine tagesperiodische Komponente erkennen läßt, die nur sehr langsam antidrom resynchronisiert (Abb. 27). Außer bei Db 21 treten Vorverlagerungen des Aktiviätsrhythmus offenbar nur dann auf, wenn die verschobene Lichtphase nur einen kleinen Teil des Endes der Aktivitätsphase trifft. Fällt die verschobene Lichtzeit dagegen auf die vorderen Teile der Aktivitätsphase, so kommt es zu Rückverschiebungen des Aktivitätsrhythmus.

Tab. 4:

Resynchronisationszeit (in Tagen) der circadianen Aktivitätsperiodik von Dayuroides byrnei nach 8-stündigen Rückverschiebungen (D) und Vorverlagerungen (A) eines LD 12:12 (links) und eines LD 8:16 (rechts) von jeweils 10^{1}:10^{-1} lx. *: antidrome Resynchronisation

	LD 12:12		Ld 8:16	
VT	A, $\Delta\Phi$ +8 h	D, $\Delta\Phi$ -8 h	A, $\Delta\Phi$ +8 h	D, $\Delta\Phi$ -8 h
Db 15	>55*	12	38	8
Db 16	polyphas.	8	>20	9
Db 21	16	5	30	6
Db 24	22*	14	16*	18

Im Gegensatz zu P. breviceps wird die Aktivitätsentfaltung bei D. byrnei in denjenigen Bereichen der Aktivitätszeit, die aufgrund des verschobenen Zeitgebers von Licht getroffen werden, durch die hohe Beleuchtungsstärke nur wenig maskiert. So ist z.B. der antidrom resynchronisierende Db 24 (Abb. 24) auch dann noch aktiv, wenn seine Aktivitätsphase in die Lichtzeit fällt.

Der Tagesrhythmus des Sauerstoffverbrauchs zeigt bei Db 21 (Abb. 28) nach der Rückverschiebung des LD 12:12 den gleichen Resynchronisationsverlauf wie der Aktivitätsrhythmus. Ab dem 7. Versuchstag

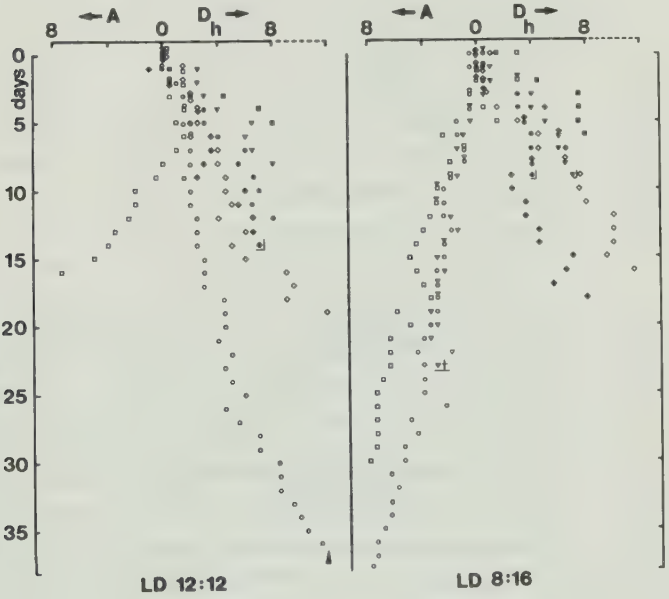


Abb. 27:

Resynchronisationsverlauf der circadianen Aktivitätsperiodik von Dasyuroides byrnei (○ Db 15, ▽ Db 16, □ Db 21, ◇ Db 24) nach 8-stündigen Rückverschiebungen (D, ausgefüllte Symbole) und Vorverlagerungen (A, offene Symbole) eines LD 12:12 (links) und eines LD 8:16 (rechts) von 10^{1}:10^{-1} lx. Dargestellt sind die Verschiebungen des Beginns des circadianen Aktivitätsschwerpunkts.

_|: Die ursprüngliche Phasenlage zum Lichtwechsel wird nicht mehr eingenommen.

†: Tod des Versuchstieres Db 16

Y: Unterbrechung der Registrierung von Db 15

weist der O_2-verbrauch zu Beginn der D-zeit wieder einen deutlichen Anstieg auf und fällt kurz vor Ende der D-zeit wieder ab. Zu diesem Zeitpunkt scheint auch der Aktivitätsrhythmus wieder mit dem LD-Wechsel synchronisiert zu sein.

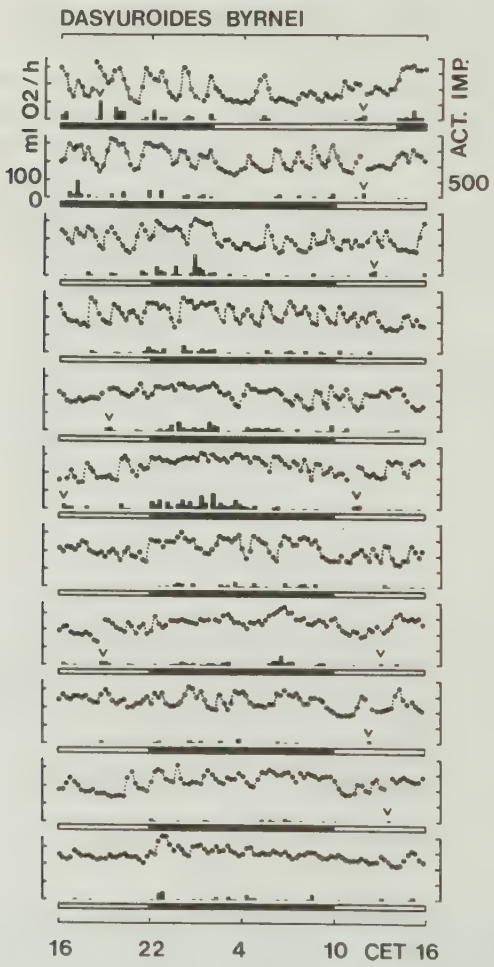


Abb. 28:

Resynchronisationsverlauf der Circadianperiodik von Aktivität (Histogramme) und O_2-verbrauch (Punkte) von Dasyuroides byrnei (Db 21, 102 g) nach einer 8-stündigen Rückverschiebung eines LD 12:12 (200:10^{-1} lx). Die Lichtzeiten sind durch offene Balken, die Dunkelzeiten durch ausgefüllte Balken gekennzeichnet. Die Fütterungszeiten sind durch Pfeile markiert. Aktivität und O_2-verbrauch sind in 15-min-Werten eingezeichnet.

3.3.2.2 EINFLUSS EINES LANGEN LICHTPULSES AUF PHASENLAGE UND PERIODENLÄNGE DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK

Lange Lichtpulse, wie sie bei abrupten Zeitgeberverschiebungen entstehen, könnten über eine Beeinflussung der Periodenlänge und/oder durch Phasenresponse des endogenen Rhythmus zur Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik mit dem Licht-Dunkel-Wechsel führen. Wever (1966), Aschoff et al. (1975), Aschoff (1978), sowie Erkert und Thiemann (1981) vermuten, daß das Resynchronisationsverhalten stark von der Spontanperiode der circadianen Aktivitätsperiodik abhängt. Dieser Hypothese zufolge soll der fast bei allen Arten auftretende Asymmetrieeffekt dadurch zustandekommen, daß Arten oder Individuen mit einer Spontanperiode unter 24 h der Vorverlagerung des Zeitgebers schneller folgen können, solche mit einer Periodenlänge über 24 h dagegen schneller einer Rückverschiebung. Dies kann zumindest bei P. breviceps und D. byrnei nicht der Fall sein, denn hier passen sich auch die Tiere mit einer unter 24 h gelegenen Spontanperiode schneller an Rückverschiebungen des Zeitgebers an.

Die Periodenlänge der circadianen Aktivitätsperiodik könnte hier jedoch dann einen Einfluß auf das Resynchronisationsverhalten haben, wenn sie sich infolge eines after-effects der Zeitgeberverschiebung verändert (vgl. Pittendrigh und Daan 1976a). In diesem Fall sollten bei den Tieren, die sich schneller an Rückverschiebungen des Zeitgebers anpassen, die Spontanperioden durch die Zeitgeberverschiebung verlängert werden. Denkbar wäre jedoch auch, daß die langen Lichtpulse auf die Aktivitätsphase, wie sie bei abrupten Zeitgeberverschiebungen entstehen, Phasenverschiebungen der Circadianperiode hervorrufen, durch die sich der Aktivitätsrhythmus an die Zeitgeberverschiebung anpaßt. In diesem Fall müßte bei den Tieren, die nach Rückverschiebungen des Licht-Dunkel-Wechsels schneller resynchronisieren als nach Vorverlagerungen, das Störlicht während der ersten beiden Drittel der Aktivitätsphase größere Phasenverschiebungen des Aktivitätsrhythmus nach hinten induzieren als das Störlicht während der letzten beiden Drittel der Aktivitätsphase Vorverlagerungen auslösen könnte.

Um zu prüfen, welchen Einfluß die 8-stündigen Rück- und Vorver-

schiebungen eines LD 12:12 auf die endogene Periodenlänge und die Phasenlage der circadianen Aktivitätsperiodik von P. breviceps und D. byrnei hat, wurde bei 4 bzw. 2 Versuchstieren jeder Art der LD 12:12 jeweils nur für eine einzige Zeitgeberperiode nach hinten sowie nach vorne verschoben und anschließend Dauerlicht von 10^{-1} lx geboten. Phasenlage und Periodenlänge der freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik sollten dann zeigen, welcher Parameter der Circadianperiodik von der verschobenen Lichtzeit beeinflußt wird.

Die circadiane Aktivitätsperiodik von P. breviceps reagiert auf den langen Lichtpuls, der die ersten beiden Drittel der Aktivitätsphase trifft, mit einer deutlichen Rückverschiebung des Aktivitätsrhythmus. Der Lichtpuls auf die letzten beiden Drittel der Aktivitätsphase induziert dagegen nur eine vergleichsweise geringe Vorverlagerung des Aktivitätsrhythmus. Die Phasenresponse ist dabei v.a. nach der Rückverschiebung des LD-Wechsels bei Aktivitätsbeginn und -ende unterschiedlich groß. Bei Pb 20 (Abb. 29) wird durch die einmalige 8-stündige Rückverschiebung des LD 12:12 der Aktivitätsbeginn um 2,5 h, das Aktivitätsende dagegen nur um 1,7 h zurückverschoben. Die Vorverlagerung des LD 12:12 induziert bei diesem Tier eine geringe Vorverlagerung des Aktivitätsrhythmus, die sowohl beim Aktivitätsbeginn als auch beim Aktivitätsende 0,5 h beträgt. Die Periodenlänge des im Anschluß an die Zeitgeberverschiebung freilaufenden Aktivitätsrhythmus wird hier nicht beeinflußt.

Pb 14 (Abb. 30) hat dagegen nach der einmaligen Rückverschiebung des LD 12:12 eine kürzere Periodenlänge als nach der Vorverlagerung. Hier braucht der circadiane Aktivitätsrhythmus mehrere Übergangszyklen, bis sich eine stabile Periodenlänge von ca. 24 h ausbildet. Da solche "Transients" noch in einigen weiteren Fällen auftraten, wurden die Phasenverschiebungen des Aktivitätsrhythmus unmittelbar nach der Zeitgeberverschiebung bestimmt.

Aus Tabelle 5 geht hervor, daß bei allen Versuchstieren der lange Lichtpuls während der ersten beiden Drittel der Aktivitätsphase den Aktivitätsrhythmus um einen größeren Betrag nach hinten verschiebt als ihn der lange Lichtpuls während der letzten beiden

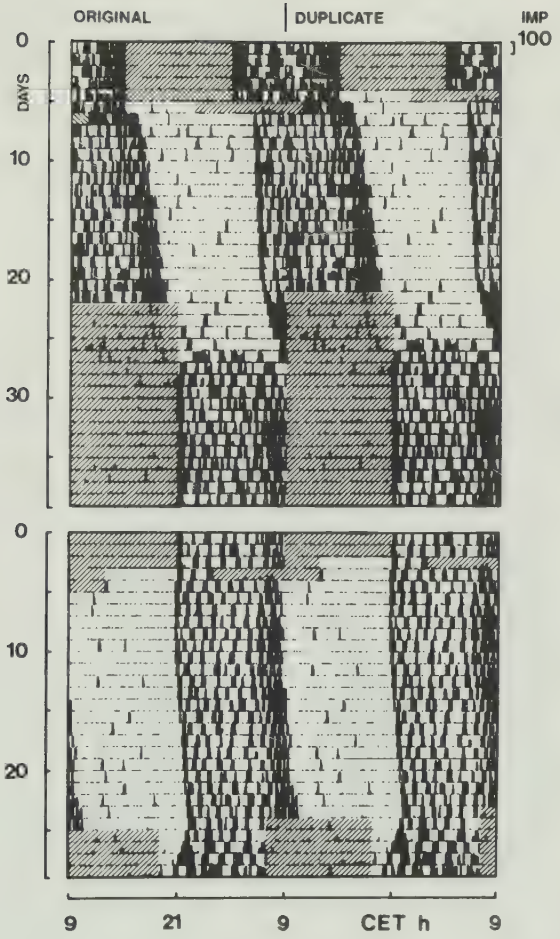


Abb. 29:

Einfluß einer einmaligen 8-stündigen Rückverschiebung (oben) und Vorverlagerung (unten) eines LD 12:12 (10^{1}:10^{-1} lx) auf Phasenlage und Periodenlänge der im Anschluß an die Zeitgeberverschiebung im LL von 10^{-1} lx freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (Pb 20). Die Aktivität ist als Doppelplott im 5-min-Raster dargestellt. Die Lichtzeit ist schraffiert.

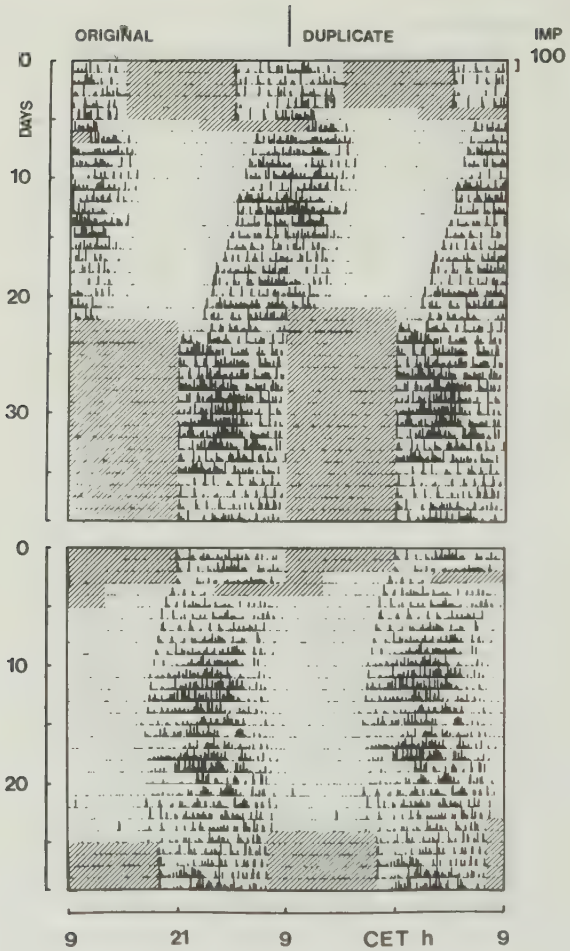


Abb. 30:

Einfluß einer einmaligen 8-stündigen Rückverschiebung (oben) und Vorverlagerung (unten) eines LD 12:12 (10^{1}:10^{-1} lx) auf Phasenlage und Periodenlänge der im Anschluß an die Zeitgeberverschiebung im LL von 10^{-1} lx freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps (Pb 14). Die Aktivität ist als Doppelplott im 5-min-Raster dargestellt. Die Lichtzeit ist schraffiert.

Drittel der Aktivitätsphase nach vorne verlagert. Die Rückverschiebungen des Aktivitätsrhythmus sind dabei wesentlich größer als bei den kurzen Lichtpulsen im Phasenresponse-Versuch. Bei 2 Tieren beeinflußt die Zeitgeberverschiebung auch die Periodenlänge (Pb 14 und Pb 21), und zwar entgegengesetzt zur Zeitgeberverschiebung: τ ist hier nach der Rückverschiebung des Zeitgebers kürzer als nach der Vorverlagerung.

Tab. 5:

Einfluß einer einmaligen 8-stündigen Rückverschiebung und Vorverlagerung eines LD 12:12 (10^{1}:10^{-1} lx) auf die Phasenlage von Aktivitätsbeginn und -ende der circadianen Aktivitätsperiodik und die Periodenlänge der im Anschluß an die Zeitgeberverschiebung im LL von 10^{-1} lx freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Petaurus breviceps.
*: Aktivitätsbeginn zeigt Transients
#: Versuchsdauer im LL von 10^{-1} lx 4 Tage

Vf	Φ = -8 h			$\Delta\Phi$ = +8 h		
	τ [h]	$\Delta\varphi$ Ab[h]	$\Delta\varphi$ Ae[h]	τ [h]	$\Delta\varphi$ Ab[h]	$\Delta\varphi$ Ae[h]
Pb 14	23,6	-2,6	-1,0	24,0	+0,5	+0,7
Pb 19	23,6	*	-1,0	23,5	0	0
Pb 20	24,1	-2,6	-1,7	24,1	+0,5	+0,5
Pb 23	23,0	-1,3	-0,8	23,7#	0	+0,5

Wie schon im Phasenresponse-Versuch lassen sich bei D. byrnei nach den einmaligen Zeitgeberverschiebungen keine Phasenverschiebungen des circadianen Aktivitätsrhythmus nachweisen. Db 21 (Abb. 31) zeigt jedoch nach der Rückverschiebung des LDs eine Spontanperiode über 24 h. Nach der Vorverlagerung scheint τ dem optischen Eindruck nach etwas kleiner als 24 h zu sein. Die Cosinor-Analyse über die entsprechenden Versuchsabschnitte ergibt im ersten Fall einen Wert von 24,2 h, im zweiten von 24,0 h. Db 24 zeigt in beiden Versuchsabschnitten ein polyphasisches Aktivitätsmuster ohne klaren circadianen Schwerpunkt.

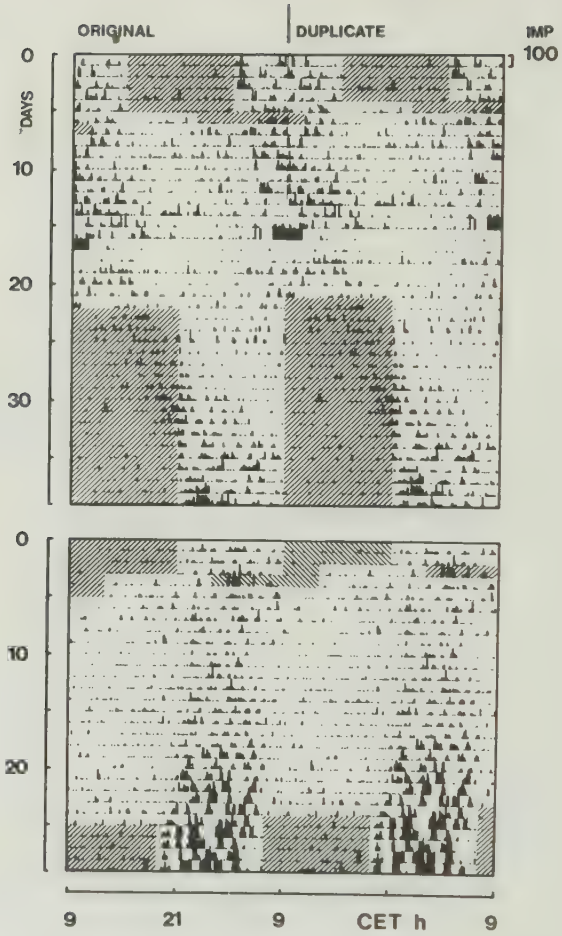


Abb. 31:

Einfluß einer einmaligen 8-stündigen Rückverschiebung (oben) und Vorverlagerung (unten) eines LD 12:12 (10^{1}:10^{-1} lx) auf Phasenlage und Periodenlänge der im Anschluß an die Zeitgeberverschiebung im LL von 10^{-1} lx freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Dasyuroides byrnei (Db 21). Die Aktivität ist als Doppelplott im 5-min-Raster dargestellt. Die Lichtzeit ist schraffiert.

3.4 EINFLUSS SOZIALER FAKTOREN AUF DEN CIRCADIANEN AKTIVITÄTSRHYTHMUS VON PETAURUS BREVICEPS

Soziale Stimuli können einen erheblichen Einfluß auf die Parameter der lichtsynchronisierten Aktivitätsperiodik haben. Die Anwesenheit eines Sozialpartners kann zu Änderungen der Aktivitätsmenge und des Aktivitätsmusters sowie der Phasenlage des Aktivitätsrhythmus zum synchronisierenden Licht-Dunkel-Wechsel führen. In manchen Fällen gleichen sich dabei vormals unterschiedliche Aktivitätsmuster aneinander an (Kavanau 1963, Roper und Ryon 1977), in anderen können vormals ähnliche Aktivitätsmuster der Einzeltiere unter paarweiser Haltung voneinander abweichen (Crowcroft und Rowe 1963, Bovet 1972, Regal 1975). Dabei scheint der soziale Rang eine wichtige Rolle für die zeitliche Orientierung eines Individuums innerhalb einer Gruppe zu spielen (Calhoun 1975, Farr und Andrews 1978). Meist ist jedoch unklar, ob die durch soziale Stimuli induzierten Änderungen des Aktivitätsrhythmus auf einer Reaktion des circadianen Systems beruhen, oder ob sie das Resultat sozialer Direktwirkungen (Maskierungen) sind. Diese Frage läßt sich nur beantworten, wenn auch die Reaktion des unter konstanten Beleuchtungsbedingungen freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus auf die Anwesenheit eines Sozialpartners getestet wird. Nur wenn die Periodik der sozialen Stimuli sowohl Periodenlänge als auch Phasenlage des freilaufenden Aktivitätsrhythmus beeinflußt, kann davon ausgegangen werden, daß Sozialfaktoren tatsächlich über eine Beeinflussung des circadianen Systems zu Änderungen der Parameter der Aktivitätsperiodik führen. Bisher wurden entsprechende Versuche jedoch entweder nur im Licht-Dunkel-Wechsel oder nur unter konstanten Beleuchtungsbedingungen durchgeführt.

Um Aufschluß über den Einfluß sozialer Faktoren auf verschiedene Verhaltensrhythmen der sozial lebenden Art Petaurus breviceps zu erhalten, wurde das Verhalten einzeln und paarweise gehaltener Tiere (♀ + ♂) sowohl im LD 12:12 (10^{1}:10^{-1} lx) als auch unter konstanten Bedingungen im Dauerlicht von 10^{-1} lx beobachtet.

3.4.1 EINFLUSS EINES SOZIALPARTNERS AUF DEN AKTIVITÄTSRHYTHMUS IM LD 12:12

Bei lichtsynchronisierten P. breviceps-Versuchstieren erstreckt sich der Einfluß paarweiser Haltung sowohl auf die Gesamtdauer einzelner Verhaltensweisen pro Aktivitätsphase und die Aktivitätsmenge als auch auf das Aktivitätsmuster. In Abb. 32 ist die durchschnittliche Dauer einiger Verhaltensweisen bei Einzel- und paarweiser Haltung für alle 4 untersuchten Tiere in Histogrammform dargestellt. Bei beiden

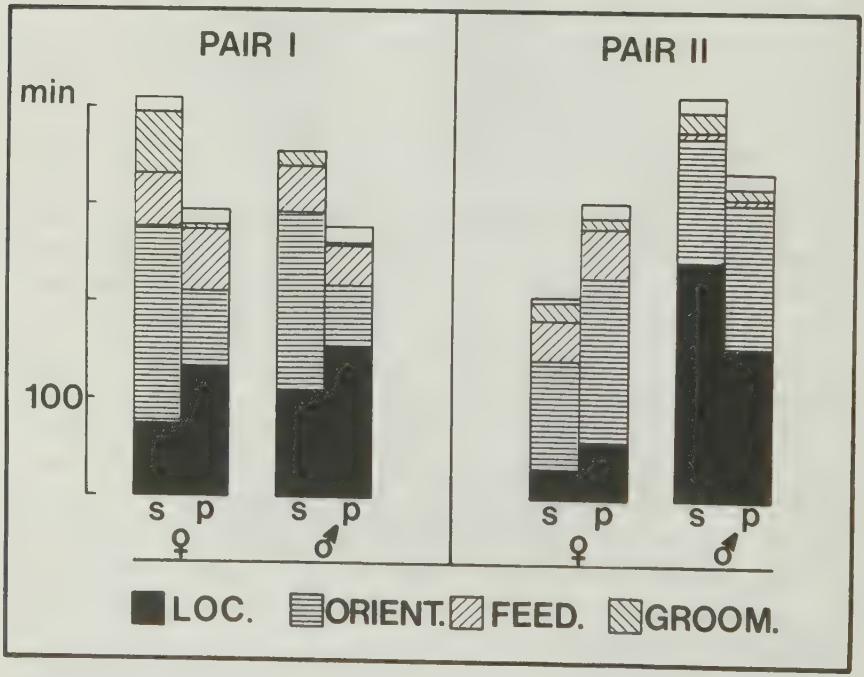


Abb. 32:

Durchschnittliche Dauer von Lokomotion, Orientierungsbewegungen, Nahrungsaufnahme, Auto-Grooming und "anderer Verhaltensweisen" (Summe = Gesamtaktivitätszeit) bei einzeln (linke Säule) und paarweise (rechte Säule) gehaltenen Petaurus breviceps im LD 12:12 (10^{1}:10^{-1} lx). Dargestellt sind Mittelwerte aus je drei 12-stündigen Beobachtungen bei jeder Haltungsform.

Individuen des ersten Paares (Pb 20 + Pb 21) nimmt die lokomotorische Aktivität deutlich zu, die Häufigkeit der Orientierungsbewegungen und das Putzverhalten dagegen ab, wenn die Tiere paarweise gehalten werden. Insgesamt resultiert eine Verkürzung der Gesamtaktivitätszeit pro D-phase von 408 min auf 295 min beim Weibchen und von 351 min auf 277 min beim Männchen. Die Individuen des zweiten Paares (Pb 14 + Pb 23) zeigen bei Einzelhaltung große Unterschiede in der durchschnittlichen Dauer der Gesamtaktivität. Das Weibchen ist pro D-phase nur 207 min aktiv, das Männchen dagegen 412 min. Es entfaltet im Vergleich zum Männchen auch wesentlich weniger lokomotorische Aktivität (28 min gegenüber 243 min). Bei paarweiser Haltung reduzieren sich diese Unterschiede erheblich. Lokomotion und Gesamtaktivität nehmen beim Weibchen zu und beim Männchen ab.

Der Einfluß paarweiser Haltung auf das Aktivitäts m u s t e r geht aus Abb. 33 hervor. Das Weibchen Pb 21 hat bei Einzelhaltung einen relativ gleichmäßigen Aktivitätsverlauf. Bei paarweiser Haltung wird das Muster der Gesamtaktivität deutlich bimodal. Außerdem sind hier die Kurzruhephasen stärker ausgeprägt. Dies gilt auch für das Aktivitätsmuster des Männchens Pb 20 bei paarweiser Haltung. Der direkte Vergleich der Aktivitätsmuster der beiden im gleichen Käfig gehaltenen Tiere zeigt, daß sich beide Tiere häufig zur gleichen Zeit in den Schlafkasten zurückziehen und dadurch die Zeiten aufeinander abstimmen, zu denen sie aktiv sind.

Auch die Individuen des zweiten Paares gleichen ihre Aktivitätsmuster aneinander an, wenn sie im selben Käfig zusammenleben. Während das Weibchen Pb 23 bei Einzelhaltung sehr lange Kurzruhephasen hat, ist das Männchen Pb 14 fast dauernd aktiv und zieht sich jeweils nur für wenige Minuten in den Schlafkasten zurück. Bei paarweiser Haltung ändern beide Tiere ihr Verhalten, indem die Kurzruhephasen beim Männchen länger und beim Weibchen kürzer werden. Das Aktivitätsmuster des Männchens verläuft bei paarweiser Haltung andeutungsweise bimodal, während dieses Tier in allen anderen Versuchen eine unimodale Aktivitätsverteilung hat.

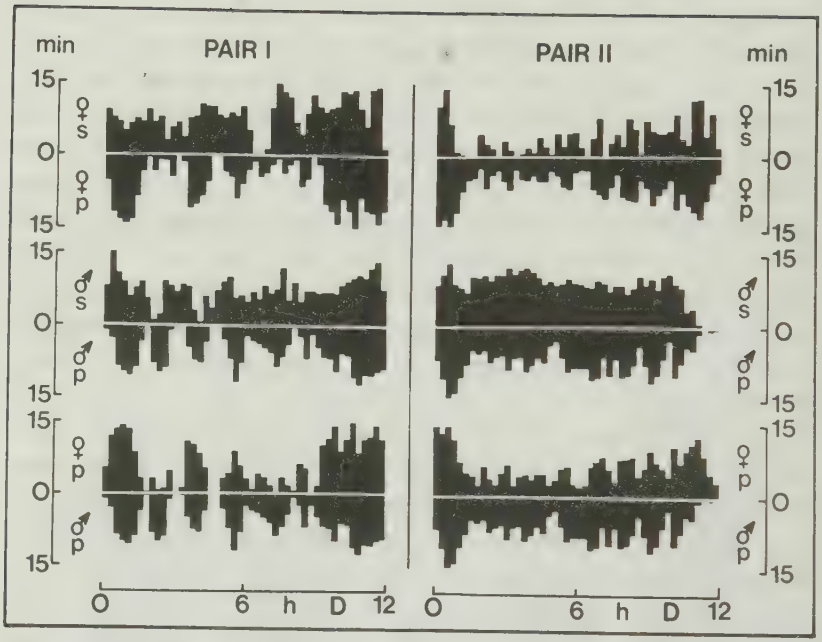


Abb. 33:

Durchschnittliches Aktivitätsmuster einzeln und paarweise gehaltener Petaurus breviceps-Versuchstiere im LD 12:12 (10^{1}:10^{-1} lx). Dargestellt ist die jeweilige Gesamtaktivität (aktiv außerhalb des Schlafkastens verbrachte Zeit) im 15-min-Raster. Für jede Haltungsbedingung sind Mittelwerte aus jeweils drei Beobachtungen über die gesamte D-phase hinweg angegeben.

Oben: ♀1 (links) und ♀2 (rechts) bei Einzelhaltung (s, nach oben abgetragene Histogramme) und bei paarweiser Haltung (p, nach unten abgetragene Histogramme).

Mitte: ♂1 (links) und ♂2 (rechts) bei Einzelhaltung (s, nach oben abgetragene Histogramme) und bei paarweiser Haltung (p, nach unten abgetragene Histogramme).

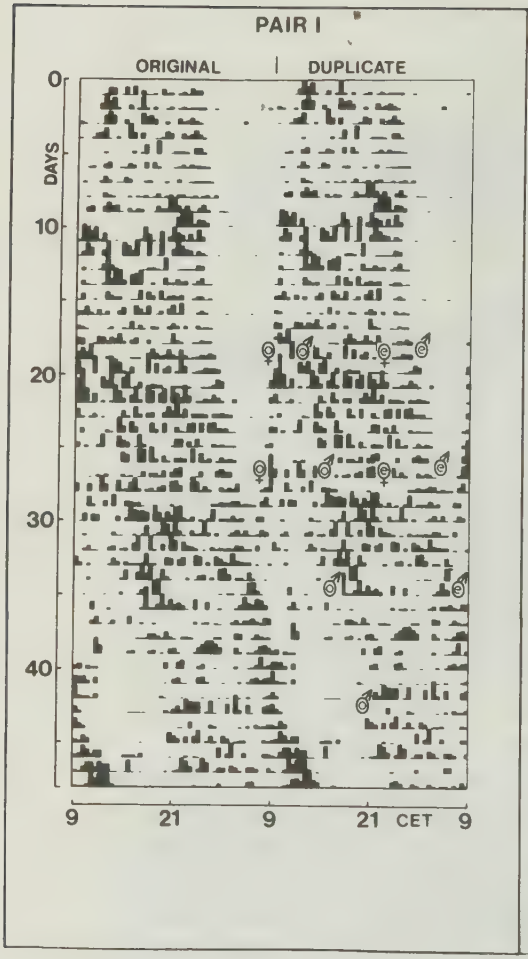
Unten: ♀ (nach oben abgetragene Histogramme) und ♂ (nach unten abgetragene Histogramme) von Paar 1 (links) und Paar 2 (rechts).

3.4.2 EINFLUSS VON SOZIALKONTAKT AUF DEN FREILAUFENDEN CIRCADIANEN AKTIVITÄTSRHYTHMUS

Obwohl paarweise Haltung bei den Individuen beider Petaurus-Paare bei lichtsynchronisierter Aktivitätsperiodik zu einer Angleichung von Aktivitätsmenge und -muster führt, ist der Einfluß eines Sozialpartners auf die freilaufende Circadianperiodik gering. Abb. 34 zeigt den Verlauf der elektroakustisch registrierten Aktivität beider Paare während eines 49 bzw. 63 Tage dauernden Versuchs mit konstanter Beleuchtung von 10^{-1} lx. Die elektroakustisch registrierte Aktivität stellt dabei jeweils die Summe der Aktivitäten beider Tiere dar. Deshalb sind in der Abbildung die durch Verhaltensbeobachtungen ermittelten Zeitpunkte von Aktivitätsbeginn (o) und -ende (e) der einzelnen Versuchstiere eingezeichnet. In beiden Fällen zeigt der Aktivitätsverlauf zwei verschiedene Rhythmen mit deutlich unterschiedlichen Periodenlängen. Die eingetragenen Zeiten von Aktivitätsbeginn und -ende des Weibchens und Männchens jedes Paares belegen, daß der jeweils kürzere Rhythmus der freilaufenden Aktivitätsperiodik des Weibchens und der längere der Spontanperiode des Männchens entspricht. Bei Paar 2 können beide Rhythmen während des gesamten Versuchsverlaufs klar unterschieden werden. Bei Paar 1 dominiert im letzten Teil der Experiments der Aktivitätsrhythmus des Männchens.

Die Spontanperioden der Einzeltiere werden durch die Anwesenheit eines Partners mit anderer Spontanperiode nur wenig beeinflußt. ♀1 zeigt während der ersten 28 Tage dieses Versuchs eine Spontanperiode von 23,8 h und hat bei Einzelhaltung eine Periodenlänge von 23,7 h. Bei ♂1 beträgt die Spontanperiode bei Einzelhaltung 24,4 h und während der ersten 28 Tage des Versuchs mit paarweiser Haltung 24,1 h. Bei ♂2 verkürzt sich die Spontanperiode von 24,0 h bei Einzelhaltung auf 23,9 h bei paarweiser Haltung. Die Spontanperiode von ♀2 wird durch die Anwesenheit eines Sozialpartners überhaupt nicht beeinflußt, denn das Tier hat unter beiden Haltungsbedingungen eine Spontanperiode von 23,7 h.

Die konstant voneinander abweichenden Periodenlängen der beiden Tiere eines Paares führen dazu, daß die Phasenwinkeldifferenz zwischen den beiden Rhythmen ständig zunimmt. Das kann zu deutlichen



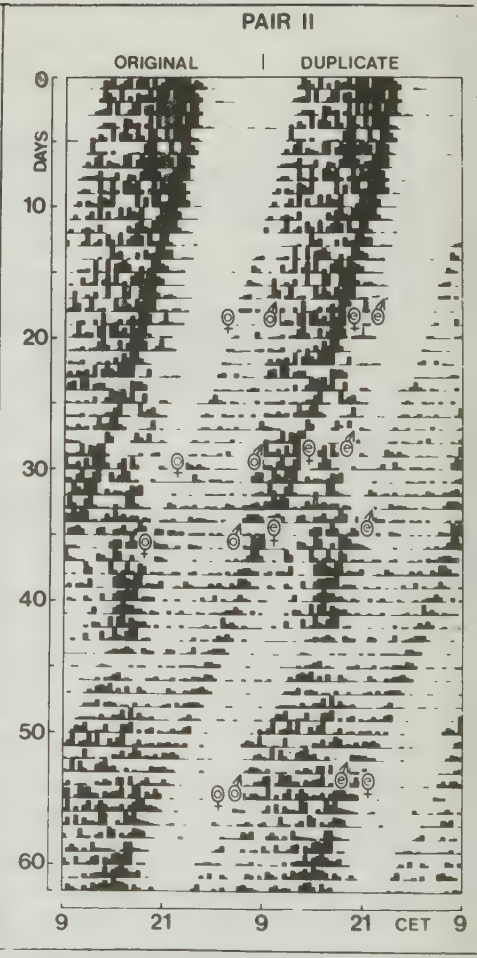


Abb. 34:

Einfluß paarweiser Haltung auf die im LL von 10^{-1} freilaufende circadiane Aktivitätsrhythmik von Petaurus breviceps. Die Aktivität ist als Doppelplott im 10-min-Raster dargestellt. ♀ ♀ und ♂ ♂ kennzeichnen die viermal im Verlauf des Versuchs durch Beobachtungen mit einer IR-Kamera ermittelten Zeitpunkte von Aktivitätsbeginn und -ende der Individuen eines Paares.

Modifizierungen des Aktivitätsmusters der Individuen führen. So zeigt ♂2 zwischen Tag 40 und 50 fast keine Aktivität zu dem Zeitpunkt, wo der Aktivitätsbeginn vermutet werden müßte. Besonders drastische Musteränderungen gehen aus der Analyse der 3. und 4. Beobachtung von Paar 1 beim Weibchen hervor. Die Tendenz zu einer Freilaufperiode unter 24 h ist in ihrem Lokomotionsrhythmus am 3. Beobachtungstag (= 36. Versuchstag) noch deutlich zu erkennen. Der Schwerpunkt ihrer außerhalb des Schlafkastens aktiv verbrachten Zeit liegt an diesem Tag jedoch phasengleich mit der Aktivitätszeit des Männchens. Am 4. Beobachtungstag (44. Versuchstag) ist der Lokomotionsrhythmus des Weibchens fast vollständig unterdrückt und die anderen Verhaltensweisen treten zu der Zeit auf, zu der auch das Männchen aktiv ist. Das erklärt, warum in Abb. 34 nach dem 40.ten Versuchstag der Aktivitätsrhythmus des Weibchens im elektroakustisch registrierten Aktivitätsverlauf nicht mehr zu erkennen ist.

Damit ist gezeigt, daß bei P. breviceps paarweise Haltung nicht zu einer wechselseitigen Synchronisation der unter konstanten Beleuchtungsbedingungen freilaufenden Aktivitätsrhythmen der Einzeltiere führt. Die im LD 12:12 festgestellten sozial induzierten Modifikationen der Parameter der Aktivitätsperiodik erfolgen also nicht durch eine Beeinflussung des circadianen Systems, sondern müssen als soziale Direktwirkungen verstanden werden.

4. DISKUSSION

Die Tagesmuster von Aktivität und O_2-verbrauch der drei untersuchten Marsupialia-Arten mit verschiedenen Lebensweisen zeigen deutliche artspezifische Unterschiede. Bei Petaurus breviceps steigen Aktivität, O_2-verbrauch und auch die Körpertemperatur im LD 12:12 (10^1:10^{-1} lx) unmittelbar nach Beginn der D-phase stark an und fallen mit dem Beginn der L-phase auf Ruhewerte ab. Der durchschnittliche Tagesverlauf aller drei Parameter ist meist bimodal. Diese Ergebnisse entsprechen weitgehend den Aktivitätsbeobachtungen von Goldingay (1984) und den nur über eine relativ kurze Zeit (48 h) durchgeführten Registrierungen des O_2-verbrauchs und der Körpertemperatur von Dawson und May (1984). Auch bei Monodelphis domestica erfolgen Anstieg und Abfall von Aktivität und O_2-verbrauch unmittelbar mit den Beleuchtungswechseln des LD 12:12 (10^1:10^{-3} lx). Beide Parameter haben im Mittel einen trimodalen Verlauf. Bei Dasyuroides byrnei dagegen nehmen Aktivität und O_2-verbrauch im LD 12:12 (10^1:10^{-1} lx) nach Beginn der D-zeit im Mittel eher allmählich zu und fallen schon vor Ende der D-zeit wieder ab. Der durchschnittliche Tagesverlauf der beiden Parameter ist bei den einzelnen Versuchstieren recht unterschiedlich. Einem unimodalen Grundmuster scheinen zwei bis drei Peaks überlagert zu sein, deren Phasenlagen inter- und intraindividuell stark variieren. Auch im durchschnittlichen O_2-verbrauch während der D- und L-zeit weist D. byrnei die größten interindividuellen Variationen auf.

Die tagesperiodischen Schwankungen von O_2-verbrauch und Körpertemperatur sind z.T. auf die tagesperiodischen Aktivitätsentfaltungen zurückzuführen. Körpertemperatur und O_2-verbrauch zeigen jedoch auch dann tagesperiodische Variationen, wenn ein Tier die ganze Zeit unbeweglich verharrt (Aschoff und Pohl 1970, Fuller et al. 1979, Kenagy und Vleck 1982, Wever 1985). Weiterhin können beide Parameter bereits ansteigen, bevor ein Tier tatsächlich aktiv wird (Aschoff und Pohl 1970, Pohl 1977, Kleinknecht 1981). Aus diesen Gründen muß davon ausgegangen werden, daß beiden Parametern endogene Circadianrhythmen zugrunde liegen, deren Verlauf allerdings durch den Aktivitätsrhythmus überlagert bzw. maskiert wird. Wever (1985) gibt

an, daß ca. 50% der tagesperiodischen Körpertemperaturschwankungen beim Menschen auf solchen Maskierungseffekten beruhen; Moore-Ede et al. (1982) kommen für Saimiri sciureus auf ähnliche Werte. Bei den Marsupialia könnte die maskierende Wirkung der Aktivität sogar noch höher sein als bei den Eutheria. Sie haben nämlich einen niedrigeren Grundumsatz als Eutheria vergleichbarer Größe (P. breviceps: 0,74 $ml O_2/gxh$, $\bar{km}$ = 132,2 g, Fleming 1980; D. byrnei 0,87 $ml O_2/gxh$, $\bar{km}$ = 89 g, MacMillen und Nelson 1969), weisen aber unter Belastung ähnlich hohe O_2-verbrauchswerte wie die Eutheria auf (Baudinette 1982). Dennoch zeigt z.B. das Verhalten der Körpertemperaturperiodik von Pb 20 im Resynchronisationsversuch (Abb. 22), daß die tagesperiodische Körpertemperaturerhöhung auch hier nicht ausschließlich auf Aktivitätsentfaltung beruht. Obwohl das Tier lokomotorisch nicht aktiv ist, fällt seine Körpertemperatur während der vorverlagerten Lichtzeit erst zu dem Zeitpunkt auf Ruhewerte ab, an dem zuvor das Aktivitätsende lag. Weiterhin zeigt M. domestica im LD 12:12 maximale O_2-verbrauchswerte zu Beginn der D-zeit, unabhängig davon, ob die Tiere zu diesem Zeitpunkt besonders aktiv sind oder nicht. Demnach ist auch bei P. breviceps, D. byrnei und M. domestica davon auszugehen, daß der Tagesperiodik von Körpertemperatur und O_2-verbrauch endogene Circadianrhythmen zugrunde liegen, die jedoch in der Regel den gleichen Verlauf haben wie der Aktivitätsrhythmus.

Während der D-zeit des LD 12:12 zeigen Aktivität und O_2-verbrauch (bei P. breviceps auch die Körpertemperatur) bei allen drei Arten ausgeprägte kurzperiodische Variationen, wie sie für viele Säugerarten aus der Gruppe der Eutheria beschrieben sind (Daan und Aschoff 1981). Bei P. breviceps ist die Anzahl an Kurzschüben pro D-zeit am höchsten, bei M. domestica mit 4,3 Schüben pro D-zeit am niedrigsten. Hier dauern die Kurzruhephasen vergleichsweise lange an. Dieses Ergebnis bestätigt Untersuchungen von Hayssen (1980), nach denen M. domestica nur während der Hälfte der Nachtzeit tatsächlich aktiv ist. Bei P. breviceps weisen der erste und der letzte Aktivitätsschub bzw. der erste und der letzte kurzperiodische Anstieg der Körpertemperatur und des O_2-verbrauchs an aufeinanderfolgenden Tagen eine sehr stabile Phasenbeziehung zum Lichtwechsel

auf. Bei M. domestica erfolgt vor allem der erste kurzperiodische Anstieg des O_2-verbrauchs täglich zur gleichen Zeit. Im Gegensatz dazu sind die Phasenlagen der kurzperiodischen Änderungen von Aktivität und O_2-verbrauch bei D. byrnei nicht stabil und variieren von Tag zu Tag.

Während der L-zeit zeigen Aktivität, Körpertemperatur und O_2-verbrauch bei P. breviceps keine kurzperiodischen Schwankungen und bleiben auf einem konstant niedrigen Niveau. Bei M. domestica sind Aktivitäten während der Lichtzeit selten. Im Gegensatz dazu kann D. byrnei auch während der Lichtzeit Aktivitätsschübe zeigen, die von einem Anstieg des O_2-verbrauchs begleitet werden. Bei den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Tieren zeigen die Weibchen eine stärkere Tendenz zur Aktivitätsentfaltung in der Lichtzeit, während Aslin (1974) dieses Verhalten bei einem Männchen besonders ausgeprägt fand. Hall (1980), der die Aktivitätsentfaltung der beiden nachtaktiven Dasyuriden Antechinus stuartii und Antechinus swainsonii im natürlichen Habitat untersuchte, konnte zeigen, daß A. swainsonii zu bestimmten Jahreszeiten sowohl nacht- als auch tagaktiv ist. Möglicherweise sind die zeitlichen Variationen des Aktivitätsmusters von D. byrnei in ähnlicher Weise saisonal bedingt. Über die Entstehung ultradianer Rhythmen und ihre Wechselwirkung mit circadianen Rhythmen bestehen bislang keine klaren Vorstellungen. Verschiedene Befunde sprechen jedoch dafür, daß es sich um zwei primär voneinander unabhängige Prozesse handelt. So können nach Läsionen der suprachiasmatischen Nuclei des Hypothalamus, die zum Wegfall der circadianen Aktivitätsperiodik führen, sowie nach dem Verschwinden der circadianen Aktivitätsperiodik bei längerer Haltung unter konstant hohen Beleuchtungsstärken, ultradiane Rhythmen erhalten bleiben (Rusak 1977, Honma und Hiroshige 1978, Kass et al. 1978, Albers et al. 1984). Möglicherweise ist bei D. byrnei die Ultradianperiodik deshalb so stark ausgeprägt, weil der Einfluß der suprachiasmatischen Nuclei auf die Aktivitätsentfaltung im Vergleich zu anderen Arten reduziert ist. Nach einer Hypothese von Carpenter und Grossberg (1985) entsteht bei der Aktivitätsentfaltung ein biochemisches "Ermüdungssignal", das nicht kontinuierlich produziert wird, sondern in kurzperiodischen Schwankungen zunimmt. In diesem Fall könnte die kurzperiodische

Aktivitätsentfaltung bei D. byrnei durch ein nur wenig von circadianen neuronalen und biochemischen Prozessen überlagertes Wechselspiel von Aktivitätsentfaltung und "Ermüdungssignal" entstehen.

P. breviceps, D. byrnei und M. domestica zeigen nicht nur artspezifisch unterschiedliche Tagesmuster von Aktivität und O_2-verbrauch. Auch die Direktwirkungen hoher Beleuchtungsstärken und der Circadianrhythmus solcher maskierender Lichtwirkungen sind sehr verschieden. Bei P. breviceps wird der Tagesverlauf von Aktivität und O_2-verbrauch während der circadianen Aktivitätsphase deutlich maskiert, in der circadianen Ruhephase dagegen kaum. Solche circadianperiodische Variationen der Reaktionsbereitschaft gegenüber rhythmusmaskierenden Umweltfaktoren treten auch bei anderen Arten auf (Ratte: Borbély und Huston 1974; Hühnchen: Aschoff und v. Saint-Paul 1976, Totenkopfäffchen: Gander und Moore-Ede 1983, Mensch: Wever 1985). Bei D. byrnei ist die maskierende Direktwirkung hoher Lichtintensitäten im Gegensatz zu P. breviceps während aller Phasen des Circadianrhythmus gering. Obwohl nur eines der beiden M. domestica-Versuchstiere eine klare Reaktion auf die kurzperiodischen Beleuchtungsänderungen zeigte, liegt vermutlich auch bei dieser Art eine relativ hohe Sensitivität für unterschiedliche Beleuchtungsstärken vor, denn die Tiere reagierten im LD 12:12 auf eine Reduktion der D-Beleuchtungsstärke von 10^{-1} auf 10^{-3} lx mit einer Steigerung der Aktivitätsmenge pro Tag um 19% (Md Do) bzw. 332% (Md Al). Aus diesem Grund wurden die Versuche mit M. domestica jeweils bei D-Beleuchtungsstärken von 10^{-3} lx durchgeführt.

Bei P. breviceps könnte der circadiane Verlauf von Aktivität, Körpertemperatur und O_2-verbrauch mit einem konstant niedrigen Niveau aller Parameter während der Lichtzeit und einer geringen Reaktionsbereitschaft gegenüber maskierenden Stimuli für zwei für diese Art unter natürlichen Bedingungen charakteristische Verhaltensweisen von funktioneller Bedeutung sein. Einmal zeigt P. breviceps v.a. während der kalten Jahreszeit das thermoregulatorische Verhalten des "huddling", bei dem die Mitglieder einer Nestgemeinschaft die Ruhephase in engem körperlichen Kontakt verbringen und auf diese Weise ihren Energiebedarf reduzieren

(Fleming 1980). Zum zweiten erfolgt die Duftübertragung zwischen den Gruppenmitgliedern, die für die Stabilität der sozialen Nestgemeinschaft unerläßlich ist, hauptsächlich im Nest, während die Tiere engen körperlichen Kontakt haben (Schultze-Westrum 1965). Eine konstant niedrige Tendenz, während der Lichtzeit aktiv zu sein oder gar das Nest zu verlassen, begünstigt beide Verhaltensweisen. Einen weiteren Grund für die Ausbildung einer ausschließlich nachtaktiven Lebensweise sieht Goldingay (1984) darin, daß Arten, deren Nahrung zu einem großen Teil aus Baumsäften besteht, während der Nahrungsaufnahme stark exponiert und damit einem hohen Feinddruck ausgesetzt sind, der durch die Verlagerung der Aktivität in die Nacht reduziert werden kann.

Über das Verhalten von D. byrnei unter natürlichen Bedingungen ist fast nichts bekannt. Aslin (1974) fand die Art in großen Baukomplexen. Die im Labor während der Lichtzeit registrierten Aktivitäten könnten sich im natürlichen Habitat innerhalb der Bauten abspielen. Zieht man jedoch die geringe maskierende Lichtwirkung auf die Aktivitätsentfaltung in Betracht, so erscheint es durchaus möglich, daß die Tiere auch tagsüber außerhalb der Bauten aktiv sind und im Schutz von Steinen und Bodenbewuchs auf Beutefang gehen. So reagierten z.B. alle 4 Versuchstiere bei Fütterungen während der Lichtzeit immer sofort, töteten ihre Beutetiere und begannen zu fressen. Ein durchgehend kurzperiodisch organisiertes Tagesmuster von Aktivität und O_2-verbrauch, bei dem sich von Tag zu Tag weder beim circadianen Aktivitätsschwerpunkt noch bei den einzelnen Aktivitätsschüben stabile Phasenlagen erkennen lassen, könnte es diesem vermutlich opportunistischen Räuber ermöglichen, während des gesamten Tages immer wieder jagdbereit zu sein und so verschiedene Beutearten mit unterschiedlichen Aktivitätsmustern zu nutzen. Die notwendige zeitliche Adaptation eines Räubers an die Aktivitätsentfaltung seiner Beutetiere könnte also bei D. byrnei zumindest zu bestimmten Jahreszeiten durch eine ausgeprägte Ultradianperiodik des Aktivitätsrhythmus erreicht werden, die nur wenig von aktivitätshemmenden Einflüssen der circadianen Ruhephase und hoher Beleuchtungsstärken moduliert wird.

Die Aktivitätsverteilung des ebenfalls räuberisch lebenden M. domestica ist stärker circadianperiodisch organisiert als die von

D. byrnei. Auch die maskierende Wirkung hoher Beleuchtungsstärken scheint hier größer zu sein. Während der D-zeit tritt aber auch hier ein Ultradianrhythmus von Aktivität und O_2-verbrauch auf, der durch von Tag zu Tag relativ unstabile Phasenlagen der Aktivitätsschübe gekennzeichnet ist.

Unter konstanten Beleuchtungsbedingungen bleibt das arttypische circadiane und ultradiane Aktivitätsmuster bei allen drei untersuchten Marsupialia-Arten erhalten. Bei P. breviceps weisen dabei sowohl der Aktivitätsbeginn als auch das Aktivitätsende ein von Tag zu Tag sehr präzises Timing auf. Bei D. byrnei dagegen ist das Aktivitätsmuster von Tag zu Tag oft sehr unterschiedlich. Die Betrachtung der Originaldaten zeigt, daß neben der starken ultradianen Komponente meist ein circadianer Aktivitätsschwerpunkt erhalten bleibt.

Die von Aschoff (1960) geforderte regelhafte Abhängigkeit der Freilaufperiodenlänge von der Beleuchtungsstärke tritt weder bei P. breviceps noch bei D. byrnei auf. Seit der Formulierung der Aschoff'schen Regel wurden auch bei einigen anderen Arten davon abweichende Reaktionen der circadianen Aktivitätsperiodik festgestellt (Aschoff 1979, Erkert et al., im Druck, Schanz in Vorb.). Bei einer Interpretation dieser scheinbar widersprüchlichen Ergebnisse sollte mehr als bisher berücksichtigt werden, daß Konstantbedingungen bei der Evolution circadianer Rhythmen sicher keine Rolle gespielt haben (Lohmann 1967). Wenn die Ausbildung einer von 24 h abweichenden Spontanperiodenlänge die Funktion hat, daß die circadiane Aktivitätsperiodik eine charakteristische Phasenlage zum Licht-Dunkel-Wechsel einnehmen kann, so muß der Beleuchtungswechsel diejenigen Informationen enthalten, welche die Spontanperiode bestimmen. Unterschiedliche LL-Beleuchtungsstärken sollten demnach nur dann zu einer Beeinflussung der Spontanperiode führen, wenn auch die Konstantbedingungen noch diejenigen Informationen enthalten, die unter LD-synchronisierten Bedingungen die Circadianperiodenlänge und damit letztlich die Phasenwinkeldifferenz zum Beleuchtungswechsel bestimmen. Diese Überlegungen werden unterstützt durch Ergebnisse von Pohl (1976), der zeigen konnte, daß die Phasenwinkeldifferenz des Aktivitätsrhythmus zum Lichtwechsel bei

Mesocricetus auratus, Glis glis, Eutamias sibiricus und Funambulus sp. in gleicher Weise vom geometrischen Mittel des Lichtwechsels abhängt wie die endogene Periodenlänge von der Beleuchtungsstärke. Bei den von Pohl untersuchten Arten scheint also die mittlere Beleuchtungsintensität derjenige Parameter des Zeitgebers zu sein, der τ bestimmt. In anderen Fällen, in denen die durch den vorausgehenden Lichtwechsel induzierten after-effects auf die Spontanperiode größer sind als die beleuchtungsbedingte Änderung von τ (Erkert im Druck, Schanz in Vorb.), könnten andere Parameter des Beleuchtungswechsels wie Schwingungsbreite oder das Verhältnis Lichtzeit zu Dunkelzeit für die Bestimmung von τ verantwortlich sein. Wodurch die Periodenlänge des endogenen Rhythmus letztlich determiniert wird, muß davon abhängen, welcher Zeitgeberparameter dem betreffenden Organismus einen Selektionsvorteil liefern kann, und welche Informationen über den Lichtwechsel er aufgrund seiner Lebensweise überhaupt aufnehmen kann.

Nach dem Modell der Synchronisation durch nicht-parametrische Lichtwirkungen wird die Periodenlänge der endogenen Aktivitätsperiodik durch die parametrische (proportionale) Lichtwirkung auf die Winkelgeschwindigkeit der Oszillation beeinflußt, während die Phasenverschiebungen, welche für die Synchronisation mit dem Beleuchtungswechsel verantwortlich gemacht werden, überwiegend durch nicht-parametrische (differentielle) Lichtwirkungen induziert werden (Daan und Pittendrigh 1976b, Pittendrigh und Daan 1976b, Pittendrigh 1981). Das Verhalten der circadianen Aktivitätsperiodik von P. breviceps nach kurzen Lichtpulsen zeigt aber, daß durch die primär differentielle Lichtwirkung kurzer Beleuchtungsänderungen nicht nur Phasenverschiebungen, sondern auch Änderungen der Spontanperiode induziert werden können. Die Reaktion der circadianen Aktivitätsperiodik von Pb 14 (Abb. 17) auf einen Licht-Dunkel-Wechsel mit extrem verkürzter Lichtzeit (LD 0,25:23,75) macht deutlich, daß auch eine solche Periodenresponse zur Synchronisation des Aktivitätsrhythmus mit einer im 24-h-Rhythmus gebotenen Beleuchtungsänderung führen kann. Während dieses Tier aufgrund einer Periodenresponse seine endogene Periodenlänge an die des Zeitgebers angleicht, synchronisiert der Aktivitätsrhythmus derjenigen Tiere, die bei

Lichtpulsen am Aktivitätsbeginn lediglich eine negative Phasenresponse und keine Periodenresponse gezeigt hatten, nicht mit dem LD 0,25:23,75, denn die negativen Phasenverschiebungen sind nicht groß genug, um die Differenz zwischen T und τ auszugleichen. Durch Lichtpulse ausgelöste Änderungen von τ treten zwar bei vielen Phasenresponse-Versuchen auf (Pittendrigh 1960, Pittendrigh und Daan 1976a, Subbaraij und Chandrashekaran 1978, Boulos und Rusak 1982, Pohl 1982, Joshi und Chandrashekaran 1983), sie wurden bisher aber meist lediglich als Folgeerscheinung der Phasenverschiebung gesehen. Pittendrigh und Daan (1976c) bzw. Daan und Berde (1978) vermuten nämlich, daß Aktivitätsbeginn und -ende von zwei verschiedenen Oszillatoren E und M kontrolliert werden, deren interne Phasenbeziehung durch Lichtpulse geändert werden kann, was dann zu Periodenänderungen führen soll. Ergebnisse von Rusak und Groos (1982) lassen jedoch vermuten, daß solche lichtpulsinduzierten Periodenänderungen durchaus von grundsätzlicher Bedeutung für die Synchronisation circadianer Aktivitätsrhythmen sein könnten. Auf elektrische Reizung des hypothalamischen Nucleus suprachiasmaticus, der für das Auftreten circadianer Rhythmen bei Säugern unerläßlich ist, reagierten die von ihnen untersuchten Hamster zu bestimmten circadianen Phasen nicht nur mit Phasenverschiebungen, die der Phasenresponse auf Störlichtpulse glichen, sondern auch mit starken Änderungen der Periodenlänge. Bei einem Tier führte die Reizung des SCN zu Beginn der subjektiven Nacht sogar ausschließlich zu Periodenverlängerungen. Intraventrikuläre Applikation von Carbachol, einem Acetylcholin-Agonisten, zu verschiedenen Phasen des Circadianrhythmus dagegen induziert Phasenverschiebungen des Aktivitätsrhythmus, die ebenfalls der Phasenresponse auf kurze Lichtpulse entsprechen, führt aber nicht zu Periodenänderungen (Zatz und Herkenham 1981). Der Prozeß der Periodenänderung scheint also keine unmittelbare Folge der Phasenverschiebung zu sein, wie im Zwei-Oszillator-Modell von Pittendrigh und Daan (1976c) bzw. Daan und Berde (1978) postuliert. Vielmehr könnten zwei verschiedene Mechanismen vorliegen, die bei der Synchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik mit dem Beleuchtungswechsel synergistisch wirken können.

Während bei P. breviceps die Spontanperiodenlänge zu bestimmten Phasen des circadianen Aktivitätsrhythmus durch die differentielle

Lichtwirkung kurzer Lichtpulse beeinflußt werden kann, hängt die Größe der Phasenresponse der circadianen Aktivitätsperiodik auch stark von proportionalen Lichtwirkungen ab. Lange Lichtpulse zu Beginn der Aktivitätsphase verschieben den Aktivitätsrhythmus wesentlich stärker nach hinten als kurze (vgl. Abb. 13, Abb. 18 und Tab. 5). Am Aktivitätsende dagegen ist es umgekehrt: hier können kurze Lichtpulse stärkere Vorverlagerungen des Aktivitätsrhythmus auslösen als lange. Für korrigierende negative Phasenverschiebungen der circadianen Aktivitätsperiodik scheint also bei P. breviceps die Dauer des Störlichtpulses ausschlaggebend zu sein, für positive Phasenverschiebungen dagegen die Lichtänderung. Diese Ergebnisse unterstützen neuere Befunde und Überlegungen, nach denen es fraglich erscheint, ob eine Differenzierung der Lichtwirkung in einen ausschließlich parametrischen und einen nicht-parametrischen Anteil aufrechterhalten werden kann. Zum einen zeigen die Regeneration der lichtperzipierenden Außenglieder der Photorezeptoren sowie die Konzentration efferenter retinaler Transmitter tagesperiodische Variationen (Remé und Wirtz-Justice 1985, Remé et al. 1985), zum anderen wurde bisher kaum beachtet, daß der Rückzug in ein dunkles Schlafnest oder das Schließen der Augen im Schlaf auch bei im Versuchskäfig konstanter Beleuchtungsstärke die tatsächlich von Photorezeptoren perzipierbare Beleuchtungsintensität zu bestimmten Zeiten verringert (vgl. Carpenter und Grossberg 1985). Die Diskussion über die Bedeutung der parametrischen und nicht-parametrischen Lichtwirkung für das endogene Timing-System sollte also berücksichtigen, daß es vermutlich keine ausschließlich parametrische Lichtwirkung gibt, welche allein die Periodenlänge des Aktivitätsrhythmus bestimmen würde, und daß für die Phasenkontrolle der circadianen Aktivitätsperiodik auch proportionale Lichtwirkungen eine Rolle spielen können.

Eine Phasen- und Periodenkorrektur der circadianen Aktivitätsperiodik in der beschriebenen Art und Weise erscheint für die Synchronisation des Aktivitätsrhythmus mit dem Licht-Dunkel-Wechsel unter natürlichen Bedingungen äußerst sinnvoll, wenn man berücksichtigt, daß ein streng nachtaktiver Organismus zu Beginn und Ende der Aktivitätsphase sehr unterschiedlichen

Bedürfnissen gerecht werden muß. Ein dunkelaktives Tier, das zu früh erwacht, wird aufgrund seiner hohen Aktivitätsbereitschaft wach in seinem Tagesquartier warten, bis die Beleuchtungsstärke genügend abgesunken ist. Falls der Ruheplatz nicht völlig gegen die Außenwelt abgeschirmt ist, erhält es dabei die nötige Information über die Größe der fehlerhaften Phasenverschiebung. Je länger die Lichtexponierung, umso größer muß die Phasenkorrektur sein. Bei Individuen mit einer Spontanperiode > 24 h ist aufgrund der Phasenbeziehung zum Lichtwechsel die Wahrscheinlichkeit, daß es durch zu frühes Erwachen lange lichtexponiert ist, weniger groß als bei einem Tier mit einer Spontanperiode < 24 h. Bei geringen Fehlern in der Phasenlage des Aktivitätsrhythmus könnte hier eine Periodenverlängerung durch Lichtänderung ausreichen, um den Fehler zu kompensieren. Nur bei größeren Fehlern würden, wie bei den Tieren mit einer unter 24 h gelegenen Spontanperiode, Phasenverschiebungen des Aktivitätsrhythmus ausgelöst, deren Betrag von der Größe des Fehlers abhängt.
Wird ein nachtaktives Tier dagegen am Ende der Aktivitätsphase mit Tageslicht konfrontiert, so wird es vermutlich keine Information über die Größe des fehlerhaften Timings erhalten, denn es muß sich möglichst schnell zum Schlafplatz zurückziehen und wird dort aufgrund seiner jetzt verringerten Aktivitätsbereitschaft einschlafen, sodaß hier die Lichtänderung den entscheidenden Einfluß auf die Phasenkorrektur haben muß.

Unterschiedlich große lichtinduzierte Phasenverschiebungen und Periodenänderungen von Aktivitätsbeginn und -ende, wie sie bei P. breviceps auftreten, wurden bisher in der Literatur nicht beschrieben. Das mag zum einen damit zusammenhängen, daß bei der Registrierung von Laufradaktivität, wie sie in den meisten Fällen durchgeführt wird, das Aktivitätsende nicht klar zu erkennen ist. Andererseits könnte dieses Phänomen bei P. breviceps deshalb besonders ausgeprägt sein, weil die Gleitbeutler unter allen beschriebenen Versuchsbedingungen eine kaum von 12 h abweichende Aktivitätszeit haben. Aus diesem Grund korrelieren im LD 12:12 Aktivitätsbeginn und -ende direkt mit dem Beleuchtungswechsel. Wäre hier ein Tier zu lange aktiv, so würde eine Phasenresponse, die den Aktivitäts-

beginn in gleichem Maße beträfe wie das Aktivitätsende, dazu führen, daß Licht auf den Aktivitätsbeginn fallen würde, was dann eine erneute Korrektur zur Folge haben müßte. Unterschiedlich starke Reaktionen von Aktivitätsbeginn und -ende könnten somit einen Mechanismus darstellen, der verhindert, daß es bei Beleuchtungsbedingungen, unter denen die Tiere während der gesamten D-zeit aktiv sind, zu korrekturinduzierten Abweichungen der Phasenlage kommt.

Die unterschiedlichen Reaktionen von Aktivitätsbeginn und -ende können als Bestätigung für die Zwei-Oszillator-Hypothese (Pittendrigh und Daan 1976c, Daan und Berde 1978) gewertet werden, nach der sich auch andere Phänomene circadianer Aktivitätsrhythmen, wie z.B. das "splitting" oder das Auftreten von after-effects erklären lassen. Bisher ist es aber nicht gelungen, auf zentralnervöser Ebene zwei Schrittmachersysteme zu identifizieren, die an der Erzeugung des circadianen Aktivitätsrhythmus beteiligt sind. Vermutungen, daß der linke und rechte SCN mit dem E- und M-Oszillator gleichzusetzen wären, (Pickard und Turek 1982, 1983), haben sich nicht bestätigt (Davis und Gorski 1984). Inwieweit innerhalb eines SCN morphologisch unterschiedlich organisierte Kerngebiete (Moore 1983) für zwei getrennte Schrittmacherprozesse verantwortlich sein könnten, muß noch überprüft werden. Die wachsende Kenntnis über die an der Regulation circadianer Rhythmen beteiligten Transmittersysteme hat dazu geführt, daß bei neueren Modellen zur Funktionsweise des Timing-Systems der Säugetiere stärker als bisher biochemische Regelprozesse berücksichtigt werden (Borbély 1982a, Beck 1985, Carpenter und Grossberg 1985). Unter der Annahme, daß Aktivitätsentfaltung zur Akkumulation eines biochemischen "Ermüdungssignals" führt, lassen sich die von circadianen Aktivitätsrhythmen beschriebenen Phänomene auch mit der Vorstellung vereinbaren, daß nur ein neuronaler Schrittmacher existiert, dessen Aktivität von photischen, neuronalen und biochemischen Signalen kontrolliert wird (Carpenter und Grossberg 1985). Welcher von den gegenwärtig diskutierten Mechanismen für die unterschiedliche Regulation von Aktivitätsbeginn und -ende bei P. breviceps letztlich verantwortlich ist, läßt sich nur durch umfangreiche neurophysiologische und neuropharmakologische Untersuchungen klären.

Bei D. byrnei verläuft die Synchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik mit dem Lichtwechsel offenbar in noch stärkerem Maß als bei P. breviceps über eine Beeinflussung der Spontanperiode. Während kurze und lange Lichtpulse zumindest in einigen Fällen eindeutige Änderungen der Spontanperiode hervorrufen, läßt sich eine klare Phasenresponse des circadianen Aktivitätsrhythmus nicht nachweisen. Eine präzise Phasenkontrolle der endogenen Aktivitätsperiodik erscheint bei der von Tag zu Tag stark variierenden Aktivitätsverteilung dieser Art auch gar nicht erforderlich. Offensichtlich reicht eine Beeinflussung der ohnehin kaum von 24 h abweichenden Spontanperiode durch den Licht-Dunkel-Wechsel aus, um ein Abkoppeln der Aktivitätsperiodik vom LD-Zeitgeber zu verhindern. Wie stark dabei die Periodenkontrolle von der Dauer eines Lichtpulses abhängt, läßt sich anhand der wenigen wirklich eindeutigen Reaktionen nicht quantifizieren. Vor allem das Resynchronisationsverhalten spricht aber dafür, daß umso stärkere Periodenverlängerungen induziert werden, je länger die Aktivitätsphase von Licht getroffen wird. Bei Db 24 (Abb. 24) beschleunigt sich die antidrome Resynchronisation der Aktivitätsperiodik nach der Vorverlagerung des LD 8:16 während des Versuchsabschnitts, in dem die gesamte Aktivitätsphase von Licht getroffen wird. Das gleiche Verhalten zeigt Db 21 (Abb. 31) bei der Synchronisation des im Anschluß an die einmalige Rückverschiebung des LD 12:12 freilaufenden Aktivitätsrhythmus.

Der Asymmetrieeffekt im Resynchronisationsverhalten nach Zeitgeberverschiebungen hängt bei P. breviceps nicht von der Spontanperiode des Aktivitätsrhythmus ab, wie das Wever (1966), Aschoff et al. (1975), Erkert (1976), Aschoff (1978) sowie Erkert und Thiemann (1981) aufgrund von Untersuchungen an anderen Arten vermuten. Unabhängig davon, ob die Spontanperiode über oder unter 24 h liegt, resynchronisiert die circadiane Aktivitätsperiodik bei allen Tieren nach der Rückverschiebung des LD 12:12 und des LD 8:16 schneller als nach der Vorverlagerung. Ähnliche Befunde liegen inzwischen auch vom Senegal-Galago vor, der eine unter 24 h gelegene Spontanperiode hat (Schanz in Vorb.). Auch after-effects der Zeitgeberverschiebung auf die Spontanperiode sind bei P. breviceps für den

Resynchronisationsverlauf von untergeordneter Bedeutung. Das geht aus dem Verhalten der circadianen Aktivitätsperiodik nach der einmaligen Rückverschiebung und Vorverlagerung eines LD 12:12 in der anschließenden Versuchsphase unter konstanten Beleuchtungsbedingungen hervor. Der Aktivitätsrhythmus von Pb 20 (Abb. 29) läuft in beiden Versuchsabschnitten mit der gleichen Periodenlänge frei. Pb 14 (Abb. 30) zeigt nach der Rückverschiebung des LD 12:12 eine kürzere Periodenlänge als nach der Vorverlagerung, d.h. der hier auftretende after-effect auf die Periodenlänge ist gegenläufig zur Richtung der Zeitgeberverschiebung. Die Periodenänderung könnte in diesem Fall durch differentielle Lichtwirkungen induziert worden sein, denn das Ende der verschobenen Lichtzeit trifft einen Bereich des Aktivitätsrhythmus, in dem dieses Tier beim Phasenresponse-Versuch eine Periodenverkürzung gezeigt hatte. Bei P. breviceps erfolgt die Anpassung der circadianen Aktivitätsperiodik an Zeitgeberverschiebungen v.a. durch Phasenverschiebungen des endogenen Aktivitätsrhythmus. Dabei bestimmt jedoch nicht allein, wie von Pohl (1978) vermutet, die Phasenresponse der Aktivitätsperiodik auf die verschobenen Zeiten von Licht-an und Licht-aus über den Verlauf der Resynchronisation, denn unmittelbar nach abrupten 8-stündigen Zeitgeberverschiebungen fallen die Beleuchtungsänderungen zunächst nur auf solche Phasen des Circadianrhythmus, an denen unter konstanten Beleuchtungsbedingungen keine Phasenresponse durch kurze Lichtpulse ausgelöst werden kann. Entscheidend für die Resynchronisationsgeschwindigkeit und den Resynchronisationsverlauf ist vielmehr zunächst, wie lange die verschobene Lichtzeit bestimmte Teile der Aktivitätsphase trifft. Bei der Rückverschiebung des Zeitgebers führt Störlicht während der ersten beiden Drittel der Aktivitätsphase zu einer starken negativen Phasenresponse der circadianen Aktivitätsperiodik. Die anfänglich hohe Resynchronisationsgeschwindigkeit verlangsamt sich dann im dem Maße, in dem der von Licht getroffene Anteil der Aktivitätsphase abnimmt. Ein langer Lichtpuls während der letzten beiden Drittel der Aktivitätsphase, wie er bei der Vorverlagerung des LD 12:12 entsteht, bewirkt dagegen nur eine geringe positive Phasenresponse. Deshalb ist die Resynchronisationsgeschwindigkeit zunächst niedrig. Sie nimmt erst dann zu, wenn zunehmend weniger Anteile der Aktivitätsphase von

Licht getroffen werden, und zwar vermutlich deshalb, weil zu diesem Zeitpunkt die Beleuchtungsänderung diejenige Phase der Circadianperiode trifft, wo durch kurze Lichtpulse eine starke positive Phasenresponse ausgelöst werden kann.
Das Resynchronisationsverhalten von P. breviceps nach Zeitgeberverschiebungen hängt also davon ab, welche der für verschiedene Parameter des Lichtwechsels unterschiedlich sensiblen Phasen der Aktivitätsperiodik von den proportionalen und differentiellen Einflüssen der verschobenen Lichtphase getroffen werden. Nach Verschiebungen von LD-Zyklen mit verschieden langen Lichtzeiten verläuft die Resynchronisation des Aktivitätsrhythmus jeweils dann gleich, wenn an einander entsprechenden Phasen des circadianen Aktivitätsrhythmus jeweils identische Lichtverhältnisse herrschen. Unterschiede im Resynchronisationsverlauf und in der Resynchronisationszeit nach Verschiebungen des LD 12:12 und des LD 8:16 treten in denjenigen Fällen auf, bei denen aufgrund unterschiedlicher Phasenlagen der Aktivitätsrhythmen einander entsprechende Phasen der Circadianperiode in unterschiedlichem Ausmaß oder im Verlauf der Resynchronisation zu verschiedenen Zeiten von Licht getroffen werden.

Auch bei D. byrnei hängt der Asymmetrieeffekt im Resynchronisationsverhalten der circadianen Aktivitätsperiodik nach Zeitgeberverschiebungen nicht von der Spontanperiode des Aktivitätsrhythmus ab. D. byrnei resynchronisiert nach 8-stündigen Rückverschiebungen des LD 12:12 und des LD 8:16 schneller als nach 8-stündigen Vorverlagerungen, obwohl die Tiere fast durchweg eine unter oder bei 24 h gelegene Periodenlänge haben. Anders als bei P. breviceps wird bei D. byrnei die Resynchronisationszeit aber mit großer Wahrscheinlichkeit dadurch bestimmt, in welchem Ausmaß die Zeitgeberverschiebung after-effects auf die endogene Periodenlänge induziert. Dabei kann die Spontanperiode vermutlich einmal durch Lichtänderungen modifiziert werden, wenn Licht-an und Licht-aus des verschobenen Lichtwechsels sensible Phasen der Periodenresponse-Kurve treffen. Darüberhinaus scheint der Resynchronisationsverlauf auch entscheidend davon abzuhängen, wie lange die Aktivitätsphase vom Licht der verschobenen Photoperiode getroffen wird. Lange Lichtpulse auf die Aktivitätsphase scheinen v.a. Verlängerungen der Spontanperiode

zu induzieren. Die periodenverlängernde Wirkung von Licht während der Aktivitätsphase könnte auch für die relativ häufig vorkommende antidrome Resynchronisationsrichtung nach Vorverlagerungen des Zeitgebers verantwortlich sein. Eine orthodrome Anpassung der circadianen Aktivitätsperiodik an die positive Zeitgeberverschiebung tritt meist nur dann auf, wenn die verschobene Lichtzeit nur kleine Anteile des circadianen Aktivitätsschwerpunkts trifft.
Auch bei P. breviceps kann es nach Vorverlagerungen des Zeitgebers zu einer antidromen Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik kommen (vgl. Abb. 21, Pb 14). Selbst wenn ein langer Lichtpuls nicht direkt auf den Aktivitätsbeginn fällt, wie z.B. bei der Synchronisation der nach der einmaligen Rückverschiebung des LD 12:12 freilaufenden Aktivitätsperiodik von Pb 20 (Abb. 29), sondern auf die gesamten hinteren Anteile der Aktivitätsphase, kann es zu einer negativen Phasenresponse des Aktivitätsrhythmus kommen. Vermutlich induzieren lange Lichtpulse, wenn sie während der Aktivitätsphase geboten werden, bei beiden Arten hauptsächlich Rückverlagerungen des circadianen Aktivitätsrhythmus, sei es durch Phasen- oder durch Periodenresponse.

Paarweise Haltung im LD 12:12 führt bei P. breviceps zu einer Angleichung individuell unterschiedlicher Aktivitätsmuster. Diese Harmonisierung wird hier aber nicht dadurch erreicht, daß die Tiere zur gleichen Zeit das gleiche tun, sondern indem sie sich gemeinsam außerhalb und, während der kurzen Ruhephasen, innerhalb der Schlafbox (Heim erster Ordnung) aufhalten. Aus Freilandstudien geht hervor, daß die Mitglieder einer Petaurus-Gruppe im natürlichen Habitat einzeln auf Nahrungssuche gehen (Henry und Suckling 1984). Soziale Aktivitäten, wie z.B. der aktive und passive Dufttransfer, der für die Stabilisierung einer Nestgemeinschaft unerläßlich ist, findet hauptsächlich im Nest statt (Schultze-Westrum 1965, Henry und Suckling 1984). Die im Labor bei allen Petaurus-Versuchstieren registrierte Tendenz, die kurzen Ruhephasen zeitlich auf den Partner abzustimmen, ermöglicht die gleichzeitige Anwesenheit der Nestmitglieder an dem Ort, wo sich die wesentlichen sozialen Verhaltensweisen abspielen.
Trotz der unter LD-Bedingungen nachgewiesenen sozialen Beeinflussung

verschiedener Parameter des Aktivitätsrhythmus wird die circadiane Aktivitätsperiodik von P. breviceps unter konstanten Beleuchtungsbedingungen nicht durch die Anwesenheit eines Sozialpartners synchronisiert. Bei paarweiser Haltung weichen die Periodenlängen der freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmen der Tiere kaum von den bei Einzelhaltung unter identischen konstanten Beleuchtungsbedingungen registrierten Werten ab. Zwar geht aus Abb. 34 (links) hervor, daß die auf das Weibchen des ersten Paares zurückgehende Aktivitätskomponente im letzten Versuchsabschnitt verschwindet, jedoch spricht die beobachtete totale Supprimierung der lokomotorischen Aktivität dieses Tieres dagegen, daß hier eine echte soziale Synchronisation stattgefunden haben könnte. Aus diesem Grund ist der im LD nachgewiesene soziale Einfluß auf die Parameter der Aktivitätsperiodik von P. breviceps eher als soziale Maskierung denn als direkter sozialer Effekt auf das circadiane System zu interpretieren. Die zeitliche Abstimmung des Verhaltens auf Aktivitäten des Sozialpartners unter lichtsynchronisierten Bedingungen wird bei P. breviceps ohne eine Beeinflussung des endogenen Timing-Systems erreicht. Die Zeitgeberwirksamkeit sozialer Stimuli für die freilaufende endogene Aktivitätsperiodik scheint auch bei anderen Arten gering zu sein. Paarweise gehaltene Rattenmännchen zeigen keine wechselseitige Synchronisation ihrer freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmen (Borbély 1982b). In Fällen, bei denen die endogenen Periodenlängen einiger Peromyscus-Versuchstiere durch paarweise Haltung möglicherweise verändert wurden, konnten Maskierungseffekte nicht ausgeschlossen werden (Crowley und Bovet 1980). Selbst bei Primaten (Callithrix jacchus, Erkert et al., im Druck) können sozial induzierte Änderungen der Parameter der freilaufenden Aktivitätsperiodik häufig auf Maskierungseffekten beruhen. Am deutlichsten scheint die endogene Aktivitätsperiodik von Vögeln durch im 24-h-Rhythmus gebotene Artgenossengesänge (Gwinner 1966, Menaker und Eskin 1966) oder durch unspezifische Geräusche (Lohmann und Enright 1967) beeinflußt zu werden. Da jedoch auch hier durch den sozialen Stimulus oft nur eine zeitweilige Synchronisation oder eine relative Koordination der endogenen Aktivitätsperiodik erreicht werden kann, muß auch die Effektivität solcher sozialer Zeitgeber als gering eingestuft werden. Es fragt sich, ob in Fällen, bei denen

die Parameter der freilaufenden endogenen Aktivitätsperiodik durch soziale Stimuli beeinflußt werden, tatsächlich eine echte Zeitgeberwirkung auf das circadiane System vorliegt. Das Aufwecken eines Tieres durch Geräusche oder die Aktivitäten eines Partners zu einer Zeit, in der es selbst eine niedrige Aktivitätsbereitschaft hat, führt vermutlich auf Dauer zu einer Beeinträchtigung des gesamten physiologischen Zustandes. Dies mag dann Konsequenzen auf hormoneller und/oder zentralnervöser Ebene haben, welche indirekt dann auch eine Beeinflussung des zentralen Schrittmachersystems nach sich ziehen könnten.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen insgesamt, daß P. breviceps, D. byrnei und M. domestica artspezifisch sehr unterschiedliche tageszeitliche Aktivitätsverteilungen aufweisen, die Anpassungen an die unterschiedlichen ökologischen Nischen der betreffenden Art darstellen. Weiterhin konnte der Nachweis erbracht werden, daß Phasenlage und/oder Periodenlänge der circadianen Aktivitätsperiodik von P. breviceps und D. byrnei durch verschiedene Parameter des Zeitgebers Licht unterschiedlich beeinflußt werden, und daß sich speziesspezifische Anpassungen circadianer Systeme auch auf das Synchronisationsverhalten auswirken können. Deshalb sollte bei der Formulierung generalisierender Modelle zum Synchronisationsmechanismus auch die ökologisch bedingte Variationsbreite in der Ausprägung circadianer Timing-Systeme berücksichtigt werden.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Durch Simultanregistrierungen der Aktivität, des O_2-verbrauchs und z.T. auch der Körpertemperatur wurde bei Petaurus breviceps, Dasyuroides byrnei und Monodelphis domestica geprüft, ob die Circadian- und Ultradianrhythmen dieser Parameter artspezifische Charakteristika aufweisen, die mit den unterschiedlichen Lebensweisen dieser drei Marsupialia-Arten korrelieren. Untersuchungen des Einflusses der Beleuchtungsstärke auf die Spontanperiodenlänge, der Phasenresponse des circadianen Aktivitätsrhythmus nach Störlichtpulsen und des Resynchronisationsverhaltens nach Zeitgeberverschiebungen sollten dann zeigen, ob unterschiedlich ausgebildete circadiane Systeme auch artspezifische Anpassungen im Synchronisationsverhalten ausbilden können.

P. breviceps ist streng nachtaktiv. Im LD 12:12 ist der durchschnittliche Tagesverlauf von Aktivität, O_2-verbrauch und Körpertemperatur meist bimodal, wobei Anstieg und Abfall aller drei Parameter unmittelbar nach Beginn und kurz vor Ende der D-zeit erfolgen und ein sehr präzises Timing aufweisen. D. byrnei ist häufig auch während der L-zeit aktiv und hat ein eher unimodales Tagesmuster von Aktivität und O_2-verbrauch. Die Phasenlage des circadianen Aktivitätsschwerpunkts kann intra- und interindividuell stark variieren. M. domestica hat bei beiden Parametern ein 3- bis 4-gipfliges mittleres Tagesmuster. Während des LD 12:12 zeigen die registrierten Parameter bei allen drei Arten eine ausgeprägte Ultradianperiodik, die sich bei D. byrnei auch über die L-zeit erstrecken kann. Die maskierende Lichtwirkung hoher Beleuchtungsstärken ist bei D. byrnei gering, bei P. breviceps und M. domestica dagegen hoch. Die artspezifisch unterschiedlichen Tagesmuster von Aktivität und O_2-verbrauch lassen sich mit der Lebensweise der betreffenden Arten korrelieren.

Unter konstanten Beleuchtungsbedingungen bleibt das arttypische Aktivitätsmuster bei allen drei untersuchten Arten erhalten. Die Abhängigkeit der Spontanperiode von verschiedenen konstanten Beleuchtungsstärken entspricht bei P. breviceps und D. byrnei nicht der Aschoff'schen Regel.

Die Phasenresponse der im LL von 10^{-1} lx freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von P. breviceps auf 15-minütige Störlichtpulse von 10^{1} lx ist gekennzeichnet durch relativ geringe delay-shifts und deutliche advance-shifts nach Lichtpulsen am Aktivitätsbeginn bzw. am Aktivitätsende. Aktivitätsbeginn und -ende verschieben sich dabei jeweils unterschiedlich stark. Neben Phasenverschiebungen können kurze Lichtpulse auch Periodenänderungen induzieren. Je nach Größe dieser Phasen- und Periodenresponse wird der Aktivitätsrhythmus der einzelnen Versuchstiere durch einen Lichtwechsel mit nur 15 min L-zeit synchronisiert oder lediglich "relativ koordiniert". Die circadiane Aktivitätsperiodik von D. byrnei zeigt nach Störlichtpulsen keine Phasenresponse, in einigen Fällen aber Periodenänderungen.

Lange Lichtpulse während der ersten beiden Drittel der Aktivitätsphase verschieben bei P. breviceps den Aktivitätsrhythmus wesentlich stärker nach hinten als kurze. Am Aktivitätsende dagegen werden durch kurze Lichtpulse stärkere Vorverlagerungen des Aktivitätsrhythmus induziert als durch lange. Dementsprechend zeigt P. breviceps in Resynchronisationsversuchen mit 8-stündigen Rückverschiebungen und Vorverlagerungen eines LD 12:12 und eines LD 8:16 einen deutlichen Asymmetrieeffekt. Resynchronisationsgeschwindigkeit und -verlauf hängen hier nicht, wie u.a. von Aschoff gefordert, von der Spontanperiode des endogenen Aktivitätsrhythmus ab, sondern von der Phasenresponse nach langen und kurzen Lichtpulsen. Bei D. byrnei scheint das Resynchronisationsverhalten dagegen hauptsächlich durch after-effects der Zeitgeberverschiebung auf die Spontanperiode bestimmt zu werden. Die nach Vorverlagerungen des Zeitgebers relativ häufig vorkommende antidrome Resynchronisation spricht dafür, daß Licht v.a. Verlängerungen der Spontanperiode auslöst.

Weder bei P. breviceps noch bei D. byrnei läßt sich das Synchronisationsverhalten mit dem LD-Wechsel allein nach dem Modell der Synchronisation circadianer Aktivitätsrhythmen durch nicht-parametrische Lichtwirkung von Pittendrigh bzw. Pittendrigh und Daan erklären. Für die Phasenkontrolle spielen bei P. breviceps nämlich auch parametrische Lichtwirkungen eine große Rolle, und bei D. byrnei scheint die Synchronisation eher über eine Beeinflussung der Spontan-

periode denn durch Phasenkontrolle zu verlaufen.

Bei der soziallebenden Art P. breviceps wurde auch die Zeitgeberwirksamkeit sozialer Stimuli untersucht. Zwar gleichen paarweise gehaltene Tiere im LD 12:12 individuell unterschiedliche Aktivitätsmuster einander an, die Spontanperioden der freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik werden jedoch durch Sozialkontakt kaum beeinflußt. Der Einfluß sozialer Stimuli auf die tagesperiodische Aktivitätsentfaltung beruht also bei P. breviceps auf sozialen Maskierungseffekten und betrifft nicht das circadiane System.

6. LITERATURVERZEICHNIS

Abele R. (1981): Die Periodenlänge der circadianen Aktivitätsperiodik licht- und dunkelaktiver Wirbeltiere und ihre rechnerische Bestimmung.
Zulassungsarbeit, Tübingen.

Albers H.E., Lydic R., Gander P.H., Moore-Ede M.C. (1984): Role of the Suprachiasmatic Nuclei in the Circadian Timing System of the Squirrel Monkey. I. The Generation of Rhythmicity.
Brain Res. 300: 275 - 284

Aschoff J. (1960): Exogenous and Endogenous Components in Circadian Rhythms.
Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25: 11 - 28

Aschoff J. (1969): Phasenlage der Tagesperiodik in Abhängigkeit von Jahreszeit und Breitengrad.
Oecologia 3: 125 - 165

Aschoff J. (1978): Problems of Re-entrainment of Circadian Rhythms: Asymmetry Effect, Dissociation and Partition.
In: Environmental Endocrinology (Eds. J. Assenmacher, D.S. Farner), Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York: 185 - 195

Aschoff J. (1979): Circadian Rhythms: Influences of Internal and External Factors on the Period Measured in Constant Conditions.
Z. Tierpsychol. 49: 225 - 249

Aschoff J., Pohl H. (1970): Rhythmic Variations in Energy Metabolism.
Fed. Proc. 29 (4): 1541 - 1552

Aschoff J., Hoffmann K., Pohl H., Wever R. (1975): Re-entrainment of Circadian Rhythms after Phase-shifts of the Zeitgeber.
Chronobiologia 2: 23 - 78

Aschoff J., v. Saint-Paul U. (1976): Brain Temperature in the Unanaesthesized Chicken: Its Circadian Rhythm of Responsiveness to Light.
Brain Res. 101: 1 - 9

Aschoff J., Daan S., Groos G.A. (Eds.) (1982): Vertebrate Circadian Systems.
Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York

Aslin H. (1974): The Behaviour of Dasyuroides byrnei (Marsupialia) in Captivity.
Z. Tierpsychol. 35: 187 - 208

Baudinette R.V. (1982): The Energetics of Locomotion in Dasyurid Marsupials.
In: Carnivorous Marsupials (Ed. M. Archer), Roy. Zool. Soc. New South Wales, Sydney, Australia

Bay F. (1976): Untersuchungen zur Lichtsteuerung der Aktivitätsperiodik von Fledermäusen (Myotis myotis Borkh. 1797 und Phyllostomus discolor A. Wagner 1843).
Dissertation, Tübingen

Beck S.D. (1985): Dual System Theory of the Biological Clock.
J. theor. Biol. 113: 93 - 115

Borbély A.A. (1982a): A Two Process Model of Sleep Regulation.
Human Neurobiol. 1: 195 - 204

Borbély A.A. (1982b): Circadian and Sleep-dependent Processes in Sleep Regulation.
In: Vertebrate Circadian Systems (Eds. J. Aschoff, S. Daan, G.A. Groos), Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York: 237 - 243

Borbély A.A., Huston J.P. (1974): Effects of Two-hour Light-dark Cycles on Feeding, Drinking and Motor Activity of the Rat.
Physiol. Behav. 13: 795 - 802

Boulos Z., Rusak B. (1982): Circadian Phase Response Curve for Dark Pulses in the Hamster.
J. comp. Physiol. 146: 411 - 417

Bovet J. (1972): On the Social Behavior in a Stable Group of Long-tailed Field Mice (Apodemus sylvaticus). II. Its Relations with Distribution of Daily Activity.
Behaviour 41: 55 - 67

Bünning E. (1977): Die Physiologische Uhr.
3. überarbeitete Auflage, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York

Calhoun B. (1975): Social Modification of Activity Rhythm in Rodents.
Chronobiol. Suppl. 1: 11

Carpenter G.A., Grossberg S. (1985): A Neural Theory of Circadian Rhythms: Split Rhythms, After-Effects and Motivational Interactions.
J. theoret. Biol. 113: 163 - 223

Crowcroft P., Rowe F.P. (1963): Social Organization and Territorial Behaviour in the Wild House Mouse (Mus musculus L.).
Proc. Zool. Soc. Lond. 140: 517 - 531

Crowley M., Bovet J. (1980): Social Synchronization of Circadian Rhythms in Deer Mice (Peromyscus maniculatus).
Behav. Ecol. Sociobiol. 7: 99 - 105

Daan S. (1981): Adaptive Daily Strategies in Behavior.
In: Handbook of Behavioral Neurobiology Vol 4: Biological Rhythms (Ed. J. Aschoff), Plenum Press, New York: 275 - 298

Daan S., Pittendrigh C.S. (1976a): A Functional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents. II. The Variability of Phase Response Curves.
J. comp. Physiol. 106: 253 - 266

Daan S., Pittendrigh C.S. (1976b): A Functional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents. III. Heavy Water and Constant Light: Homeostasis of Frequency?
J. comp. Physiol. 106: 267 - 290

Daan S., Berde C. (1978): Two Coupled Oscillators: Simulations of the Circadian Pacemaker in Mammalian Activity Rhythms.
J. theoret. Biol. 70: 297 - 313

Daan S., Aschoff J. (1981): Short-term Rhythms in Activity.
In: Handbook of Behavioral Neurobiology Vol. 4: Biological Rhythms (Ed. J. Aschoff), Plenum Press, New York: 491 - 498

Davis F.C., Gorski R.A. (1984): Unilateral Lesions of the Hamster Suprachiasmatic Nuclei: Evidence for Redundant Control of Circadian Rhythms.
J. comp. Physiol. 154A: 221 - 232

Dawson T.J., May E. (1984): Daily Variation in Brain and Body Temperatures of the Sugar Glider (Petaurus breviceps): Some Insights into the Control of Thermoregulation.
In: Possums and Gliders (Eds. A.P. Smith, I.D. Hume), Australian Mammal Society, Sydney: 375 - 383

DeCoursey P. (1960): Phase Control of Activity in a Rodent.
Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25: 49 - 56

DeCoursey P. (1972): LD-Ratios and the Entrainment of Circadian Activity in a Nocturnal and a Diurnal Rodent.
J. comp. Physiol. 78: 221 - 235

Dörrscheidt G.J., Beck L. (1975): Advanced Method for Evaluating Characteristic Parameters (τ, α, ε) of Circadian Rhythms.
J. Math. Biol. 2: 107 - 121

Enright J.T. (1970): Ecological Aspects of Endogenous Rhythmicity. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 221 - 238

Enright J.T. (1980): The Timing of Sleep and Wakefulness. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York

Erkert S. (1970): Der Einfluß des Lichtes auf die Aktivität von Flughunden (Megachiroptera)
Z. Vergl. Physiol. 67: 243 - 272

Erkert H.G. (1976): Der Einfluß der Schwingungsbreite von Licht-Dunkel-Zyklen auf Phasenlage und Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik dunkelaktiver Tiere.
J. interdiscipl. Cycle Res. 7 (1): 71 - 91

Erkert H.G. (1982): Ecological Aspects of Bat Activity Rhythms. In: Ecology of Bats (Ed. T.H. Kunz), Plenum Press, New York, London: 201 - 242

Erkert H.G., Kracht S. (1978): Evidence of Ecological Adaptation of Circadian Systems.
Oecologia 32: 71 - 78

Erkert H.G., Thiemann A. (1981): Zeitgeber-schedule Dependent Resynchronization of Circadian Rhythms in Nocturnal Mammals (Primates and Chiroptera).
Experientia 37: 983

Erkert H.G., Nagel B., Stephani I.: Light and Social Effects on the Free-running Circadian Activity Rhythm in Common Marmosets (Callithrix jacchus; Primates): Social Masking, Pseudo-Splitting and Relative Coordination.
Behav. Ecol. Sociobiol.: im Druck

Fadem B.H., Trupin G.L., Malinak E., Vandeberg J.L., Hayssen V. (1982): Care and Breeding of the Grey Short-tailed Opossum (Monodelphis domestica).
Lab. Anim. Sci. 32: 405 - 409

Farr L., Andrews R.V. (1978): Rank-associated Desynchronization of Metabolic and Activity Rhythms of Peromyscus maniculatus in Response to Social Pressure.
Comp. Biochem. Physiol. 61A: 539 - 542

Fleming M.R. (1980): Thermoregulation and Torpor in the Sugar Glider, Petaurus breviceps (Marsupialia: Petauridae).
Aust. J. Zool. 28: 521 - 534

Fuller C.A., Sulzman F.M., Moore-Ede M.C. (1979): Circadian Control of Thermoregulation in the Squirrel Monkey, Saimiri sciureus. Am. J. Physiol. 236(3): R153 - R161

Gander P.H., Moore-Ede M.C. (1983): Light-Dark Masking of Circadian Temperature and Activity Rhythms in Squirrel Monkeys. Am. J. Physiol. 243: R927 - R934

Goldingay R.L. (1984): Photoperiodic Control of Diel Activity in the Sugar Glider (Petaurus breviceps). In: Possums and Gliders (Eds. A.P. Smith, I.D. Hume), Australian Mammal Society, Sydney: 385 - 391

Gwinner E. (1966): Periodicity of a Circadian Rhythm in Birds by Species-specific Song Cycles (Aves, Fringillidae: Carduelis spinus, Serinus serinus). Experientia 22: 765 - 766

Hall S. (1980): Diel Activity of Three Small Mammals Coexisting in Forest in Southern Victoria. Aust. Mammal. 3: 67 - 79

Hayssen V. (1980): Observations of the Behaviour of the Brazilian Short Bare-tailed Opossum (Monodelphis domestica Wagner) in Captivity. Austr. Mammal. Society Bulletin 6: 37

Henry S.R., Suckling G.C. (1984): A Review of the Ecology of the Sugar Glider. In: Possums and Gliders (Eds. A.P. Smith, I.D. Hume), Australian Mammal Society, Sydney: 355 - 358

Hoffmann K. (1963): Zur Beziehung zwischen Phasenlage und Spontanfrequenz bei der endogenen Tagesperiodik. Z. Naturforschung 18b: 154 - 157

Hoffmann K. (1969): Zum Einfluß der Zeitgeberstärke auf die Phasenlage der synchronisierten circadianen Periodik. Z. vergl. Physiol. 62: 93 - 110

Honma K., Hiroshige T. (1978): Endogenous Ultradian Rhythms in Rats Exposed to Prolonged Continuous Light. Am. J. Physiol. 235: R250 - R256

Joshi D., Chandrashekaran M.K. (1983): A Daylight Phase Response Curve for the Circadian Rhythm of a Bat inside a Cave. Indian J. Exp. Biol. 21: 173 - 176

Kass D.A., Sulzman F.M., Fuller C.A., Moore-Ede M.C. (1978): Interrelationship of Ultradian and Circadian Periodicities in Renal Potassium Excretion.
Fed. Proc. 37: 832

Kavanau J.L. (1963): The Study of Social Interaction between Small Animals.
Anim. Behav. 11: 263 - 273

Kenagy G.J., Vleck D. (1982): Daily Temporal Organization and Metabolism in Small Mammals: Adaptation and Diversity. In: Vertebrate Circadian Systems (Eds. J. Aschoff, S. Daan, G.A. Groos), Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York: 322 - 338

Klein K.E., Herrmann R., Külinski P., Wegmann H.-M. (1977): Circadian Performance Rhythms: Experimental Studies in Air Operations. In: Vigiliance: Theory, Operational Performance and Physiological Correlates (Ed. R.R. Mackie), Plenum Press: 111 - 132

Kleinknecht S. (1981): Aktivitäts- und Körpertemperaturperiodik neotropischer Chiropteren (Molossus ater - Molossidae; Phyllostomus discolor - Phyllostomidae).
Diplomarbeit, Tübingen

Kracht S. (1979): Anpassungen circadianer Systeme - vergleichende Untersuchungen an neotropischen Fledermäusen.
Dissertation, Tübingen

Lohmann M. (1966): Der durch circadiane Frequenzänderung entstehende Fehler bei der Bestimmung von Phasenverschiebungen.
Experientia 22: 340 - 342

Lohmann M. (1967): Ranges of Circadian Period Length.
Experientia 23: 788 - 790

Lohmann M., Enright J.T. (1967): The Influence of Mechanical Noise on the Activity Rhythms of Finches.
Comp. Biochem. Physiol. 22: 289 - 296

MacMillen R.E., Nelson J.E. (1969): Bioenergetics and Body Size in Dasyuroid Mammals.
Am. J. Physiol. 217: 1246 - 1251

Menaker M., Eskin A. (1966): Entrainment of Circadian Rhythms by Sound in Passer domesticus
Science 154: 1579 - 1581

Monk T.H., Fort A. (1983): "Cosina": a Cosine Curve Fitting

Program Suitable for Small Computers.
Int. J. Chronobiol. 8: 194 - 224

Moore R.Y. (1983): Organization and Function of a Central Nervous System Circadian Oscillator: the Suprachiasmatic Hypothalamic Nucleus.
Fed. Proc. 42: 2783 - 2789

Moore-Ede M.C., Sulzman F.M., Fuller C.A. (1982): The Clocks that Time Us - Physiology of Circadian Timing Systems.
Harvard University Press, Cambridge and London

Obál jr. F., Rubiscesek P., Alföldi P., Sáry G., Obál F. (1985): Changes in the Brain and Core Temperatures in Relation to the Various Arousal States in Rats in the Light and Dark Periods of the Day.
Pflügers Archiv 404: 73 - 79

Pickard G.E., Turek F.W. (1982): Splitting of Circadian Rhythms of Activity is Abolished by Unilateral Lesions of the Suprachiasmatic Nuclei.
Science 215: 1119 - 1121

Pickard G.E., Turek F.W. (1983): The Suprachiasmatic Nuclei: Two Circadian Clocks?
Brain Res. 268: 201 - 210

Pittendrigh C.S. (1960): Circadian Rhythms and the Circadian Organization of Living Systems.
Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25: 159 - 184

Pittendrigh C.S., Daan S. (1976a): A Functional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents. I. The Stability and Lability of Spontaneous Frequency.
J. comp. Physiol. 106: 223 - 252

Pittendrigh C.S., Daan S. (1976b): A Functional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents. IV. Entrainment: Pacemaker as Clock.
J. comp. Physiol. 106: 291 - 331

Pittendrigh C.S., Daan S. (1976c): A Functional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents. V. Pacemaker Structure: A Clock for all Seasons.
J. comp. Physiol. 106: 333 - 355

Pittendrigh C.S. (1981): Circadian Systems: Entrainment.

In: Handbook of Behavioral Neurobiology Vol 4: Biological Rhythms (Ed. J. Aschoff), Plenum Press, New York: 95 - 124

Pohl H. (1976): Proportional Effect of Light in Entrained Circadian Rhythms of Birds and Mammals.
J. comp. Physiol. 112: 103 - 108

Pohl H. (1977): Circadian Rhythms of Metabolism in Cardueline Finches as Function of Light Intensity and Season.
Comp. Biochem. Pysiol. 56A: 145 - 153

Pohl H. (1978): Re-entrainment of Circadian Rhythms.
Int. J. Chronobiol. 5: 493 - 517

Pohl H. (1982): Characteristics and Variability in Entrainment of Circadian Rhythms to Light in Diurnal Rodents.
In: Vertebrate Circadian Systems (Eds. J. Aschoff, S. Daan, G.A. Groos), Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York: 339 - 346

Regal P.J. (1975): Social Synchronization and Desynchronization of Biological Rhythms in the Fitness and Pathology of Vertebrates.
Chronobiol. Suppl. 1: 37

Remé C., Wirtz-Justice A. (1985): Zirkadiane Rhythmen, Netzhaut und Licht.
Klin. Mbl. Augenheilk. 186: 175 - 179

Remé C., Aeberhard B., Schoch M. (1985): Circadian Rhythm of Autophagy and Disk-shedding in the Rat Retina.
J. comp. Physiol. 156A: 669 - 677

Rijnsdorp A., Daan S., Dijkstra C. (1981): Hunting in the Kestrel, Falco tinnunculus, and the Adaptive Significance of Daily Habits.
Oecologia 50: 391 - 406

Roper T.J., Ryon J. (1977): Mutual Synchronization of Diurnal Activity Rhythms in Groups of Red Wolf/Coyote Hybrids.
J. Zool. Lond. 182: 177 - 185

Rusak B. (1977): The Role of the Suprachiasmatic Nuclei in the Generation of Circadian Rhythms in the Golden Hamster, Mesocricetus auratus.
J. comp. Physiol. 118: 145 - 164

Rusak B., Groos G.A. (1982): Suprachiasmatic Stimulation Phase Shifts Rodent Circadian Rhythms.

Science 215: 1407 - 1409

Schultze-Westrum T. (1965): Innerartliche Verständigung durch Düfte beim Gleitbeutler Petaurus breviceps papuanus.
Z. vergl. Physiol. 50: 151 - 220

Smith A. (1980): The Diet and Ecology of Leadbeaters Possum and the Sugar Glider.
Dissertation, Monash University, Melbourne

Stephan F.K., Donaldson J.A., Gellert J. (1982): Retinohypothalamic Tract Symmetry and Phase Shifts of Circadian Rhythms in Rats and Hamsters.
Physiol. Behav. 29: 1153 - 1159

Subbaraj R., Chandrashekaran M.K. (1978): Pulses of Darkness Shift the Phase of a Circadian Rhythm in an Insectivorous Bat.
J. comp. Physiol. 127: 239 - 243

Sulzman F.M., Fuller C.A., Moore-Ede M.C. (1982): Circadian Entrainment of the Squirrel Monkey by Extreme Photoperiods: Interaction between the Phasic and Tonic Effects of Light.
Physiol. Behav. 29: 637 - 641

Walker E.P. (1968): Mammals of the World.
Baltimore: John Hopkins Press

Wever R. (1966): Duration of Re-entrainment of Circadian Rhythms after Phase-shifts of the Zeitgeber.
J. theoret. Biol. 13: 187 - 201

Wever R. (1985): Internal Interactions within the Human Circadian System: the Masking Effect.
Experientia 41: 332 - 342

Zatz M., Herkenham M.A. (1981): Intraventricular Carbachol Mimics the Phase-shifting Effect of Light on the Circadian Rhythm of Wheel-running Activity.
Brain Res. 212: 234 - 238

LEBENSLAUF

Persönliche Daten:

14. 2. 1956:	geboren in Öhringen als Tochter des Alfred Kleinknecht und seiner Frau Ella, geb. Heck

Ausbildung:

1963 - 1966:	Schiller-Grundschule Öhringen
1966 - 1975:	Hohenlohe-Gymnasium Öhringen
5. 6. 1975:	Abitur
1975 - 1986:	Biologiestudium an der Universität Tübingen
18. 10. 1977:	Vordiplom
28. 10. 1981:	Diplom mit einer Arbeit über "Aktivitäts- und Körpertemperaturperiodik neotropischer Chiropteren (Molossus ater - Molossidae, Phyllostomus discolor - Phyllostomidae)" unter Anleitung von Prof. Dr. H.G. Erkert
1982 - 1986:	Promotion am Lehrstuhl Zoophysiologie der Universität Tübingen unter Anleitung von Prof. Dr. H.G. Erkert mit der Bearbeitung des Themas "Ausprägung und Synchronisationsverhalten des circadianen Systems nachtaktiver Marsupialia-Arten (Petaurus breviceps, Phalangeridae; Dasyuroides byrnei, Dasyuridae; Monodelphis domestica, Didelphidae)"

Meine akademischen Lehrer waren:

Ammermann, Ammon, Apfelbach, Berthold, Bunke, Engels, Erkert, Feine, Frey, Gaude, Gaukler, Grell, Guglielmi, Hager, Harder, Hemleben, Henning, Hewers, Jung, Kallee, Kulzer, Meyer, Möhres, Moser, Müller, Nakel, Netzel, Oberwinkler, Overath, Pelling, Pfeiffer, Prinzinger, Rähle, Rieker, Röttger, Schmidt-König, Schwemmle, Seiler, Seyffert, Siess, Sperlich, Strähle, Tichy, Weigold, Weitzel, Winkelmann, Wöhrmann, Wörz, Zarybnicky

Druck: Zeeb-Druck, Tübingen 7 (Hagelloch)